This is a digital copy of a book that was preserved for generations on library shelves before it was carefully scanned by Google as part of a project to make the world's books discoverable online.

It has survived long enough for the copyright to expire and the book to enter the public domain. A public domain book is one that was never subject to copyright or whose legal copyright term has expired. Whether a book is in the public domain may vary country to country. Public domain books are our gateways to the past, representing a wealth of history, culture and knowledge that's often difficult to discover.

Marks, notations and other marginalia present in the original volume will appear in this file - a reminder of this book's long journey from the publisher to a library and finally to you.

Usage guidelines

Google is proud to partner with libraries to digitize public domain materials and make them widely accessible. Public domain books belong to the public and we are merely their custodians. Nevertheless, this work is expensive, so in order to keep providing this resource, we have taken steps to prevent abuse by commercial parties, including placing technical restrictions on automated querying.

We also ask that you:

+ *Make non-commercial use of the files* We designed Google Book Search for use by individuals, and we request that you use these files for personal, non-commercial purposes.

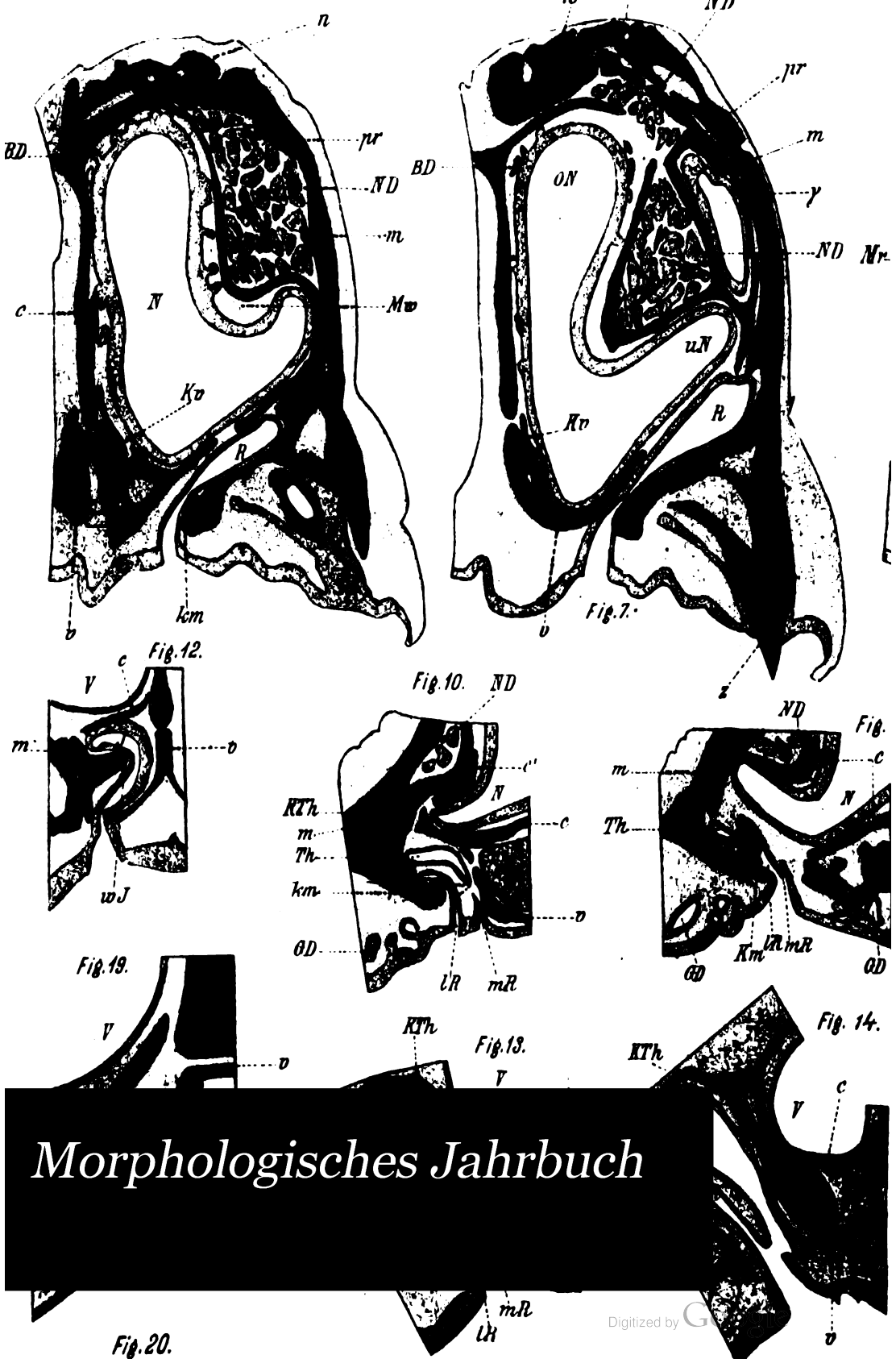
+ *Refrain from automated querying* Do not send automated queries of any sort to Google's system: If you are conducting research on machine translation, optical character recognition or other areas where access to a large amount of text is helpful, please contact us. We encourage the use of public domain materials for these purposes and may be able to help.

+ *Maintain attribution* The Google "watermark" you see on each file is essential for informing people about this project and helping them find additional materials through Google Book Search. Please do not remove it.

+ *Keep it legal* Whatever your use, remember that you are responsible for ensuring that what you are doing is legal. Do not assume that just because we believe a book is in the public domain for users in the United States, that the work is also in the public domain for users in other countries. Whether a book is still in copyright varies from country to country, and we can't offer guidance on whether any specific use of any specific book is allowed. Please do not assume that a book's appearance in Google Book Search means it can be used in any manner anywhere in the world. Copyright infringement liability can be quite severe.

About Google Book Search

Google's mission is to organize the world's information and to make it universally accessible and useful. Google Book Search helps readers discover the world's books while helping authors and publishers reach new audiences. You can search through the full text of this book on the web at `http://books.google.com/`

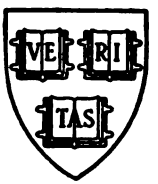


Morphologisches Jahrbuch

Digitized by G

MOR
4712

HARVARD UNIVERSITY

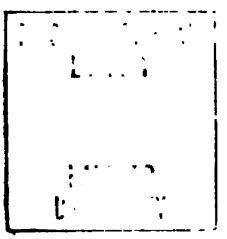


LIBRARY

OF THE

Museum of Comparative Zoölogy

Digitized by Google



Digitized by Google

Digitized by Google

MORPHOLOGISCHES JAHRBUCH.

EINE ZEITSCHRIFT

FÜR

ANATOMIE UND ENTWICKELUNGSGESCHICHTE.

HERAUSGEGEBEN

VON

CARL GEGENBAUR,

PROFESSOR IN HEIDELBERG.

FÜNFTER BAND.

MIT 41 TAFELN UND 11 HOLZSCHNITTEN.

LEIPZIG,

VERLAG VON WILHELM ENGELMANN.

1879.

Digitized by Google

Digitized by Google

Inhalt des fünften Bandes.

Erstes Heft.

Seite

Ueber das Hautskelet der Fische. Zweite Abtheilung. Von O. Hertwig. (Mit Taf. I—III.) 1

Studien über die erste Entwicklung des Eies von Gonothyraea Lovéni (Allm.). Von R. S. Bergh. (Mit Taf. IV und V.) 22

Die Nasenhöhlen und der Thränennasengang der amnioten Wirbelthiere. Von G. Born. (Mit Taf. VI—VIII.) 62

Ueber Craterolophus Tethys. Ein Beitrag zur Anatomie und Histiologie der Lucernarien. Von O. Kling. (Mit Taf. IX—XI.) 141

Gibt es Stockbildungen (Cormi) bei den Vertebraten? Von A. Rauber. (Mit Taf. XII und XIII.) 167

Kleinere Mittheilungen:

Ein Fall von mangelhafter Ausbildung der Nasenmuscheln. Von C. Gegenbaur. (Mit 1 Holzschnitt.) 191

Ueber die Entwicklung des Sternums. Von G. Ruge 192

Zweites Heft.

Beiträge zur Morphologie des Grosshirns der Säugethiere. Von A. Pansch. (Mit Taf. XIV und XV.) 193

Zur Entwicklung der Extremitätenknorpel bei Salamandern und Tritonen. Von H. Strasser. (Mit Taf. XVI—XIX.) 240

Bemerkungen über das Skelet der Korallen. Von G. v. Koch. (Mit Taf. XX.) 316

Zur Lehre von den Umbildungen der Nervenplexus. Von M. Fürbringer. (Mit Taf. XXI und XXII.) 324

Kleinere Mittheilungen:

Erwiderung auf Herrn Prof. Fürbringer's Artikel »Ueber die Homologie etc.« Von C. Semper 395

Ueber den principiellen Standpunkt des Herrn Professor Semper. Von M. Fürbringer 396

Besprechungen:

The Morphology of the Skull of W. K. Parker and G. T. Bettany. London, Macmillan & Co. 1877. (I—XV. 1—368 mit 85 Holzschnitten.) Von M. Fürbringer 397

Untersuchungen über das Sehorgan der Arthropoden, insbesondere der Spinnen, Insecten und Crustaceen. Von H. Grenacher. Göttingen, Vandenhoeck u. Ruprecht. 1879 399

Die Furchen und Wülste am Grosshirn des Menschen. Von A. Pansch. Berlin, Oppenheim. 1879 400

Digitized by Google

Drittes Heft.

Seite

Die Nasenhöhlen und der Thränennasengang der amnioten Wirbelthiere. II. Von G. Born. (Mit Taf. XXIII—XXIV und 3 Holzschn.) 40

Geonemertes chalicophora, eine neue Landnemertine. Von L. Graff. (Mit Taf. XXV—XXVII und 1 Holzschn.) 43

Beiträge zur vergleichenden Anatomie der hinteren Gliedmasse der Fische. I. Von M. v. Davidoff. (Mit Taf. XXVIII—XXXI und 1 Holzschn.) . . 45

Zur Gliedmassenfrage. Von C. Gegenbaur 52

Besprechungen:

Beiträge zur vergleichenden Anatomie und Entwicklungsgeschichte der Wirbelthiere. Von A. Schneider. Berlin, G. Reimer. 1879 52

Viertes Heft.

Ueber Homologien und Varianten in den Zahnformeln einiger Säugethiere. Von R. Hensel 52

Ueber die Entwicklung der Tellerschnecke. Von C. Rabl. (Mit Taf. XXXII—XXXVIII u. 5 Holzschn.) 56

Formbildung und Formstörung in der Entwicklung von Wirbelthieren. Erster Abschnitt I. Einleitende Bemerkungen. Von A. Rauber. (Mit Taf. XXXIX—XLI.) 66

Digitized by Google

Ueber das Hautskelet der Fische.

Von

Oscar Hertwig,
a. o. Professor in Jena.

Mit Tafel I — III.

Zweite Abtheilung.

Das Hautskelet der Ganoiden (Lepidosteus und Polypterus).

Die erste beachtenswerthe Darstellung vom Hautskelet des Polypterus und Lepidosteus hat L. Agassiz [1]) in seinen grundlegenden Abhandlungen über fossile Fische gegeben, in welchen er den Nachweis führte, dass die Schuppen sowohl als auch die Belegknochen des Schädels auf ihrer freien Oberfläche von einer Schmelzschicht überzogen werden. Den Angaben von L. Agassiz hat später Williamson [2]), der umfangreiche Untersuchungen über die Schuppen und Zähne der Placoid- und Ganoidfische veröffentlicht hat, nicht wesentlich Neues hinzugefügt; er hat den Schmelz, weil er keine Prismen- und Faserstructur wie an den Zähnen zeigt, als eine besondere Substanz betrachtet und für sie den Namen Ganoin eingeführt. Darauf stellte Leydig [3]) in seiner Schrift über Polypterus bichir die Schmelznatur der oberflächlichen Schicht der Schuppen ganz in Abrede und erblickte in ihr nichts weiter als eine etwas modificirte »von äusserst feinen Hohlräumen durchbrochene und des-

[1]) L. Agassiz. Recherches sur les poissons fossiles. Tome II.

[2]) W. C. Williamson. On the microscopic structure of the scales and dermal teeth of some ganoid and placoid fish. Philosophical Transactions of the Royal Society of London 1849. Pars II.

[3]) Fr. Leydig. Histologische Bemerkungen über den Polypterus bichir. Zeitschrift f. wissensch. Zoologie Bd. V.

Digitized by Google

halb mehr homogene« Knochensubstanz. Dieser Ansicht trat einige Jahre darauf Reissner[1]) entgegen, welcher die ursprünglichen Angaben von Agassiz wieder zur Geltung brachte. Ihm verdanken wir zugleich eine so eingehende und vortreffliche Beschreibung vom feineren Bau der Schuppen des Polypterus und Lepidosteus, dass seine Beobachtungen fast in jedem Punkte haben bestätigt werden können.

Trotz der angeführten Arbeiten, auf welche wir im Laufe der Darstellung noch öfter zurückkommen werden, sind die morphologischen Beziehungen, in welchen das Hautskelet der angeführten Ganoiden zu demjenigen anderer Fische und besonders der Selachier steht, nicht genügend aufgeklärt worden. Diese Lücke auszufüllen und zugleich eine zusammenhängende Darstellung von den in vielfacher Hinsicht interessanten Hautverknöcherungen zu geben, ist Zweck der vorliegenden Untersuchung. Dieselbe wurde an Lepidosteus osseus und Polypterus bichir angestellt, welche ich durch die Freundlichkeit der Herren Professoren E. Haeckel und G. Schwalbe, denen ich mich zu Dank hierfür verpflichtet fühle, erhalten habe.

Die Beobachtungen erstrecken sich auf die Schuppen des Integumentes, auf die Belegknochen des Schultergürtels und des Primordialcranium und auf das Flossenskelet. Da Lepidosteus und Polypterus im feineren Bau der genannten Theile nicht unerheblich von einander abweichen, so soll jeder von ihnen getrennt besprochen werden.

1) Lepidosteus osseus.

Am Körper von Lepidosteus osseus scheint eine kleine Stelle, die an der untern Fläche des Kopfes zwischen den Unterkieferhälften gelegen ist, von Schuppenbildungen frei zu sein; untersucht man indessen ein Stückchen Haut aus dieser Gegend, nachdem man es in Kalilauge aufgehellt hat, bei schwacher Vergrösserung, so wird man gewahr, dass dies nicht der Fall ist, und dass auch hier kleine Hautverknöcherungen vorkommen, die unsere Aufmerksamkeit zuerst in Anspruch nehmen werden (Taf. I Fig. 2). Die kleinsten unter ihnen sind quadratische, nur bei mikroskopischer Untersuchung wahrnehmbare Knochenplättchen, die unmittelbar unter der Epidermis im Corium eingebettet sind und ein einziges kleines, über die Körper-

[1]) E. Reissner. Ueber die Schuppen von Polypterus und Lepidosteus. Archiv f. Anatomie, Physiologie etc. 1859. pag. 254—267.

Digitized by Google

oberfläche vorspringendes Zähnchen tragen (Taf. I Fig. 5). Dieses enthält eine Pulpahöhle, von der einige wenige Dentinröhrchen ausstrahlen; Schmelz scheint auf der Zahnspitze zu fehlen. Das ganze Gebilde gleicht auffallend den kleinsten Hautossificationen, die im vorhergehenden Aufsatz von Hypostoma beschrieben wurden, es unterscheidet sich von ihnen nur dadurch, dass das Zähnchen vom quadratischen Plättchen unmittelbar entspringt, während es dort auf einem Knochenring durch Bandmasse beweglich befestigt ist.

Häufiger als die eben beschriebene Bildung finden sich in der scheinbar nackten Hautstrecke von Lepidosteus etwas grössere, rundliche oder ovale Knochenstückchen, die je nach ihrer Grösse zwei, drei und mehr kleine mit einer Pulpahöhle versehene Zähnchen besitzen. Eine auffällige und sehr bemerkenswerthe Eigenthümlichkeit bietet noch ihre Oberfläche dar, welche gewöhnlich zwischen den Zähnchen einen kleinen, runden oder ovalen buckelförmigen Aufsatz führt (Taf. I Fig. 1 u. 2 *a*). — Der Aufsatz besteht aus einer durchaus homogenen glänzenden Substanz, die sich bei seitlicher Ansicht vom Knochengewebe scharf absetzt, das Licht stärker wie dieses bricht und sich noch ausserdem von ihm durch das sehr charakteristische Relief seiner Oberfläche unterscheidet. Diese ist nämlich in sehr regelmässiger Weise mit kleinsten, nur bei stärkerer Vergrösserung sichtbaren Höckerchen besetzt, welche am besten bei schräger Beleuchtung, dadurch dass ihre eine Seite beschattet wird, zu erkennen sind (Taf. I Fig. 4 *n*); gleichwohl glänzt die Oberfläche als ob sie polirt wäre, und hebt sich dadurch von dem rauher erscheinenden Knochengewebe der Umgebung ab. Wir haben es hier, wie später gezeigt werden soll, mit Schmelz zu thun, welcher auf die Knochensubstanz von der sie bedeckenden Epidermis secundär abgelagert worden ist.

Die kleinen Hautossificationen, welche bisher übersehen worden sind, liegen in dem Integument zwischen den Unterkieferästen immer gruppenweise beisammen. Dazwischen ist das Corium weich und glatt, nur am Rande der Unterkieferknochen erhebt es sich in zahlreiche kleine Papillen, in denen man vielleicht rückgebildete Hautzähnchen erblicken könnte, d. h. Papillen, bei denen es zu keiner Verknöcherung gekommen ist.

Von der eben besprochenen Hautstrecke abgesehen, wird der Rumpf des Lepidosteus von einem zusammenhängenden Panzer grosser Schuppen überzogen, von deren Form und Anordnung L. Agassiz eine genaue und eingehende Schilderung entworfen hat (Taf. II Fig. 7 und 8). Die Schuppen sind rhomboidal gestaltet und zeigen

Digitized by Google

ziemlich gerade oder nur wenig gebogene Ränder, sie sind in schrägen Reihen angeordnet, die am Körper von oben und vorn schräg nach hinten und abwärts verlaufen. Die Schuppen einer Reihe (jederseits gegen 30) sind untereinander inniger als mit den übrigen ihrer Umgebung verbunden, was sich sofort herausstellt, wenn man Theile aus dem Panzer herauszulösen versucht. Der festere Zusammenhang rührt daher, dass eine jede Schuppe an ihrem oberen, vorderen Winkel in einen kurzen Fortsatz übergeht, welcher sich unter die höher gelegene Nachbarschuppe schiebt und hier in einer entsprechenden Aushöhlung durch Bandmasse festgehalten wird. Mit Recht hebt Agassiz hervor, dass es sich aus dieser Befestigungsweise erklärt, warum man in den alten Ablagerungsschichten grössere Stücke von zusammenhängenden Schuppen auffindet, während man von den tertiären Fischen stets nur einzelne abgelöste Schuppen kennt.

Die Knochenplatten des Hautpanzers sind völlig unbiegsam und überall ziemlich gleichmässig dick (Taf. II Fig. 3) bis auf die Randpartien, die sich in der Weise verdünnen, dass am vorderen und am oberen Rand die scharfen Kanten nach dem subcutanen Gewebe, dagegen am unteren und am hinteren Rand unmittelbar unter die Epidermis zu liegen kommen. Mit diesen abgeschrägten Randpartien decken sich die nebeneinanderliegenden Schuppen und werden durch feste Bindegewebszüge, durch eine Art Schuppenligament (*t*) untereinander verbunden.

Bei der histologischen Untersuchung erweisen sich die Schuppen aus zwei verschiedenen Substanzen, aus Knochengewebe und aus Schmelz zusammengesetzt.

Das Knochengewebe, welches die Hauptmasse bildet (Taf. II Fig. 3) besteht aus dünnen über einander geschichteten Lamellen, die parallel zur unteren Fläche angeordnet sind. Die in ihm eingeschlossenen Knochenkörperchen (Taf. I Fig. 11) entsenden reich verästelte Ausläufer. Vor Allem aber wird unsere Aufmerksamkeit durch zahlreiche Röhrchen gefesselt, welche eine überaus charakteristische Bildung für die Schuppen von Lepidosteus sind (Taf. I Fig. 11, Taf. II Fig. 3 u. Taf. III Fig. 5*f*). Die Röhrchen (*f*), welche bei der Messung gewöhnlich den ansehnlichen Durchmesser von 4—5 μ ergeben, dringen von der Oberfläche in ziemlich geradem Verlauf in das Innere des Knochengewebes hinein, sie kommen theils von der unteren theils von der oberen Seite der Schuppe her: hierbei sind die Röhrchen der unteren Seite bei weitem die zahlreichsten und zugleich die längsten, indem sie gleichmässig in einer Zone

Digitized by Google

endigen, die sich in geringer Entfernung unter der Schuppenaussenfläche findet; die central gelegenen von ihnen steigen fast gerade senkrecht in die Höhe; je mehr sie dagegen nach der Peripherie, entspringen, um so mehr schlagen sie eine schräge Richtung nach dem Centrum der Schuppe zu ein, bis schliesslich die vom Rande herkommenden einen nahezu horizontalen Verlauf nehmen. Die Röhrchen der oberen Fläche sind weniger zahlreich und fehlen nach der Mitte zu fast vollständig; zugleich sind sie bedeutend kürzer, indem sie schon ihr Ende in dem von den längern Röhrchen freigelassenen Gebiete finden.

Die längern und die kürzern Röhrchen behalten vom Ursprung bis zu ihrem Ende durchweg den gleichen Durchmesser bei und geben während ihres Verlaufes keine Seitenästchen ab, nur selten gabeln sie sich in zwei gleich starke Zweige, die nebeneinander weiterziehen (Taf. III Fig. 5). Erst in dem oben erwähnten Endgebiet dicht unter der Oberfläche der Schuppe lösen sie sich plötzlich in viele und feine Zweige nach Art eines Baumes auf, wobei man die feinsten Zweige hie und da mit den Ausläufern der Knochenkörperchen in Zusammenhang sehen kann (Taf. I Fig. 11 und Taf. III Fig. 5 *f*). In ihrer Verbreitungsweise und Form ähneln daher die Röhrchen den Zahnbeincanälchen, mit denen sie auch von REISSNER verglichen worden sind, nur übertreffen sie diese bedeutend an Stärke. Dass wir es hier nun auch mit Zahnbeincanälchen in der That zu thun haben, das scheint mir mit Sicherheit aus folgenden Punkten hervorzugehen. An getrockneten Schuppen sind die gröberen und feineren Canälchen mit Luft gefüllt und daher leicht an ihrer schwarzen Färbung wahrzunehmen. Zweitens erkennt man in ihnen an Schnitten durch entkalkte Präparate eine körnige Substanz, die den Hohlraum nur zum Theil ausfüllt. Drittens endlich kann man den Röhrchen an ihrer Ausmündungsstelle auf der unteren Seite der Schuppe hier und da kleine Zellen aufsitzen sehen, denen die Bedeutung von Odontoblasten zukommt (Taf. III Fig. 4 *l*). Mit einem Wort, an der Grundsubstanz der Schuppen von Lepidosteus sind die Charaktere des Knochen- und Zahnbeingewebes vereint, eine Erscheinung, die öfters in vielfach modificirter Weise an den Knochen der Ganoiden und Teleostier wiederkehrt.

Blutgefässführende Canäle kommen in der Knochensubstanz nicht vor mit Ausnahme der Schuppenmitte, welche in ganzer Dicke von einigen Haversischen Canälen durchbohrt wird (Taf. II Fig. 8 *i*). Diese steigen von der unteren nach der oberen Fläche direct empor

Digitized by Google

und münden hier mit weiten Oeffnungen. Der Mangel der Blutgefässe ist eines der wichtigsten Merkmale, durch welches sich, wie wir alsbald sehen werden, die Schuppen des Lepidosteus und des Polypterus unterscheiden.

Auf seiner oberen Fläche wird das Knochengewebe von einer Schmelzlage überzogen, welche für die Hautossificationen der beiden von mir untersuchten Ganoiden überaus charakteristisch ist und ihnen jenen spiegelnden Glanz verleiht, der jedem Beobachter sofort auffällt (Taf. II Fig. 10). Bei stärkerer Vergrösserung zeigt der Schmelz auf seiner Oberfläche ein eigenthümliches Relief, welches schon LEYDIG und REISSNER erkannten. Dieselbe Structur ist uns bereits bei Beschreibung der zahntragenden Knochenplättchen in Form von kleinen flachen Höckerchen (*n*) entgegengetreten, die unter dem Mikroskop noch eben sichtbar in regelmässigen Abständen angeordnet sind und die Schuppen wie fein getüpfelt erscheinen lassen. Ausserdem fallen bei Schuppen, die in Kalilauge isolirt sind, Sprünge (*m*) auf, welche die Schmelzlage durchsetzen und in grössere und kleinere Täfelchen zerlegen. Die Sprünge, welche in die Knochensubstanz selbst nicht eindringen, sind Kunstproducte, welche durch die ungleichmässige Ausdehnung der beiden Schuppensubstanzen in Folge der Erwärmung in Kalilauge hervorgerufen wurden, sie weisen auf die Sprödigkeit und Brüchigkeit der Oberflächenschicht hin.

Jede Schuppe wird nur in soweit vom Schmelz bekleidet, als sie frei zu Tage tritt und nicht von den Nachbarschuppen zugedeckt wird. In einiger Entfernung vom oberen und vom vorderen Rande schneidet daher der Schmelz (Taf. II Fig. 8) mit einer gezackten Linie scharf ab; er selbst wird unmittelbar von der Epidermis überzogen, die an den untersuchten Präparaten meist verloren gegangen war. Seine Dicke ist, wie Querschliffe lehren, eine ziemlich beträchtliche, am ansehnlichsten ist sie in der Mitte der Schuppe (Taf I Fig. 10*a*) und nimmt von hier nach den Rändern zu allmälig ab (Taf. I Fig. 11 *a*). Vom Knochengewebe ist der Schmelz scharf abgesetzt und springt von ihm leicht ab, wenn die Schliffe nicht vorsichtig behandelt werden. Die Grenzlinie zwischen beiden Substanzen ist in der Mitte der Schuppe ziemlich glatt, an den Rändern dagegen wird sie eine gezackte (Taf. II Fig. 3), indem sich vom Knochengewebe scharfe Leisten erheben, die in regelmässiger Entfernung von einander und parallel zum Rande in den Schmelz vorspringen. Auch bei Betrachtung von der Fläche sind diese Leisten daran zu

Digitized by Google

erkennen, dass Linien in gleichen Abständen nach innen die Contour der Schuppen wiederholen.

Der Schmelzüberzug auf den Schuppen ist durchaus structurlos; er zeigt keine Zusammensetzung aus Fasern oder Prismen, nur eine leichte Andeutung von einer Schichtung ist an ihm wahrzunehmen, er verhält sich also wie der gleichfalls structurlose Schmelz auf den Zähnen vieler niederen Wirbelthiere. Wenn man wegen der Structurlosigkeit gegen unsere Deutung noch Zweifel erheben wollte, so werden diese schwinden müssen sowie man das Verhalten der Substanz gegen Salzsäure prüft. Es ist dies ein Versuch, auf den schon Reissner einen besondern Werth legt und den er treffend in folgenden Worten beschrieben hat: »Setzt man zu einem feinen Schuppenschliff, der im Wasser liegt, und an dem man sich durch das Mikroskop von der Gegenwart und dem normalen Verhalten des Schmelzes überzeugt hat, einen Tropfen concentrirter Salzsäure, so bemerkt man anfänglich blos einige Luftblasen, die sich von dem Präparat ablösen; bald aber verliert die Schlifffläche des Schmelzes ihre Glätte, es erscheinen auf derselben zahlreiche feine Grübchen von unregelmässiger Gestalt, die ganze Fläche nimmt ein runzliches Aussehen an. Wendet man nun seine Aufmerksamkeit auf den freien Rand des Schmelzes, so sieht man diesen wie schmelzenden Schnee rasch dahin schwinden. Vom Schmelz selbst ist endlich nichts übrig geblieben. An Schuppen, die in Salzsäure macerirt worden sind, kann er daher auch nicht untersucht werden. — Es besteht jedoch der Schmelz nicht allein aus anorganischen, in Salzsäure leicht löslichen Bestandtheilen. Ist man nämlich bemüht, das angegebene Experiment möglichst langsam fortschreiten zu lassen, so überzeugt man sich bald, dass von dem Schmelz einige wenige sehr feine Lamellen zurückbleiben, die bei etwas energischer Luftentwicklung sogleich fortgerissen werden.«

Schliesslich haben wir noch auf zwei verschiedene Structuren im Schmelzüberzug der Schuppen einzugehen. Einmal nehmen die Zahnbeinröhrchen, die von aussen in die Knochensubstanz eindringen, ihren Weg durch den Schmelz, auf dessen Oberfläche ihre Mündungen zu erkennen sind (Taf. II Fig. 10 *f*); sie besitzen besondere Scheiden, die auf Schnitten durch entkalkte Präparate hier und da aus der Oberfläche des Knochengewebes hervorragen (Taf. II Fig. 3 *f*). Die zweite Structur, die für die morphologische Deutung der Schuppe von Wichtigkeit ist, besteht aus kleinen runden Flecken, die im Schmelzüberzug bei Betrachtung von

Digitized by Google

der Oberfläche zu beobachten sind und die sich durch ihre Lichtbrechung und abweichende Beschaffenheit von ihrer Umgebung mit einer deutlichen Grenze absetzen (Taf. II Fig. 10 *o*). Es sind Lücken im Schmelz, die von einer anderen und zwar einer osteoiden Substanz ausgefüllt werden, wie sich dies recht deutlich an Schnitten durch entkalkte Schuppen zeigt (Taf. II Fig. 3 u. 2 *g*). An solchen springen über die Oberfläche des Knochens kleine tassenförmige Aufsätze (*g*) hervor, die mit ihrer verschmälerten Basis in das Knochengewebe unmittelbar übergehen. An Schliffen sieht man sie im Schmelz liegen, von dem sie auch häufig noch in dünner Schicht überzogen werden, was schon bei Flächenansichten daran zu erkennen ist, dass die früher beschriebenen mikroskopisch kleinen Höckerchen sich über die tassenförmigen Aufsätze fortsetzen (Taf. II Fig. 10 *o* links).

Die Bedeutung, welche diesen auffälligen Bildungen zukommt, wird uns sofort klar werden, wenn wir einen Befund berücksichtigen, welchen Schuppen aus der Umgebung des Schultergürtels darbieten (Taf. I Fig. 13). Die Schuppen sind hier zum Theil auf ihrer ganzen Oberfläche, zum Theil nur längs ihres hinteren und unteren Randes mit zahlreichen kleinen Zähnchen bedeckt, wie solche schon auf den Knochenplättchen in der Haut zwischen den beiden Unterkieferhälften beschrieben wurden. Die Zähnchen, die ein wenig nach rückwärts gekrümmt sind (Taf. I Fig. 7), eine Pulpahöhle und einige Dentinröhrchen enthalten und in der Länge 450 μ messen, treten mit ihrer 50 μ breiten Basis durch den Schmelz hindurch, um sich mit dem Knochengewebe zu verbinden. Am Rand der Schuppen, wo der Schmelz fehlt, ragen sie frei vom Knochen hervor (Taf. I Fig. 13 *d*). Zwischen ihnen liegen ausserdem noch kleine runde Gebilde (*h*), welche den oben beschriebenen tassenförmigen Aufsätzen entsprechen; da diese nun hier so breit wie die Basaltheile der Zähne sind und oft auch eine kleine Höhle enthalten, um welche sich der Rand wie ein Ring erhebt, so können sie wohl nichts anderes als die Basaltheile resorbirter oder ausgefallener Zähnchen sein. Was für die Schuppen am Schultergürtel, muss auch für die übrigen Schuppen gelten, daher können wir bei diesen auf die ehemalige Existenz von Zähnen aus den Spuren schliessen, die im Schmelzüberzug zurückgeblieben sind (Taf. II Fig. 10 *o*).

Die Bildungen, mit deren Deutung wir uns beschäftigt haben, hat zum Theil bereits auch Reissner richtig beobachtet und hinsichtlich ihrer Entstehung eine gleiche Ansicht ausgesprochen. An

Digitized by Google

einem sehr grossen Exemplar von Lepidosteus osseus hatte er den hinteren und den unteren Rand der Schuppen mit einer Reihe feiner kurzer Stacheln besetzt gefunden. »Es liessen sich diese Stacheln,« bemerkt Reissner, »in ihrer Verbindung mit den Schuppen nicht leicht untersuchen, doch habe ich soviel ermittelt, dass ihre Insertionsstellen unmittelbar unter dem Schmelz liegen und eine auffallende Aehnlichkeit mit den oben angegebenen Contouren darbieten.« Hierdurch ist er zu der Ansicht geführt worden: »es möchten die unter dem Schmelz liegenden kugeligen Massen zu den Stacheln in einer gewissen Beziehung stehen, etwa in der, dass an den betreffenden Stellen früher Stacheln vorhanden waren, die aber noch ehe der Schmelz seine vollständige Entwickluug erreichte, abgebrochen oder abgeworfen wurden, und dass die übrig gebliebenen Stümpfe von dem nachwachsenden Schmelz bedeckt wurden«.

Mit den rhombisch gestalteten Schuppen des Panzers hängen die Belegknochen des Schultergürtels und des Primordialcranium, welche einen zweiten Bestandtheil des Hautskelets ausmachen, sehr innig zusammen; sie liegen mit ihnen in gleicher Flucht, so dass sie unmittelbar von der Epidermis überzogen werden, ja viele von ihnen besitzen sogar eine vollständig schuppenförmige Gestalt, wie z. B. die 8—9 quadratischen Knochenplättchen, welche die Stelle des Oberkiefers jederseits vertreten und welche die Kieferzähne auf ihrer unteren Fläche tragen. Auch in ihrer äusseren Beschaffenheit gleichen sie vollkommen den andern Theilen des Hautskelets. »Was beim ersten Anblick des Kopfes überrascht,« bemerkt L. Agassiz recht zutreffend, »ist der besondere Charakter der Knochen, welche seine äussere Bedeckung bilden. Die Oberfläche aller Knochen, des Operculum sowohl als der Stirnbeine, der Kieferknochen etc. wird bedeckt von einer Schmelzlage, die mit der die Schuppen überziehenden absolut identisch ist, und deren Höcker und Rauhigkeiten ziemlich regelmässige Zeichnungen hervorrufen, welche für jeden einzelnen Knochen charakteristisch zu sein scheinen. Im Allgemeinen dient das Ossificationscentrum auch den strahlenförmigen Zeichnungen der Schmelzrauhigkeiten als Mittelpunkt.« In den Abbildungen des Schädels von Lepidosteus, welche Agassiz in den Poissons fossiles veröffentlicht hat, ist dieser Charakter gut wiedergegeben.

Was den feineren Bau der Belegknochen anbetrifft, so finden wir auch an ihnen zweierlei Gewebe, Knochensubstanz und Schmelz, vergesellschaftet vor. Die Knochensubstanz ist wie bei den Schuppen beschaffen, sie enthält gewöhnlich keine Haversischen Canäle,

Digitized by Google

oder wo dies der Fall ist, nur deren wenige, dagegen besitzt sie zahlreiche Knochenkörperchen und dicke Zahnbeinröhrchen, die theils von der unteren, theils von der oberen Fläche eindringen und je nachdem länger oder kürzer sind. Der Schmelz bildet gewöhnlich über der Knochenoberfläche einen vielfach durchbrochenen Ueberzug. Betrachten wir zum Beispiel einen Knochen vom Kiemendeckel, nachdem er zuvor durch Kalilauge aufgehellt worden ist, bei schwacher Vergrösserung! (Taf. I Fig. 12). Seine obere Seite wird von kleinen, bald runden, bald ovalen, bald biscuitförmigen Erhabenheiten (*a*) bedeckt, die aus Schmelz bestehen und durch breitere und engere Thäler von einander geschieden werden. In den Thälern, in denen die Knochensubstanz frei liegt und durch eine dünne Bindegewebsschicht von der Oberhaut getrennt wird, entspringen hier und da ziemlich lange Zähnchen (*d*); noch häufiger aber als diese, erblickt man Reste, die auf frühere Zahngenerationen hindeuten, nämlich kleine Knochenringe (*h*), welche ein wenig über die Oberfläche des Operculum hervorragen und ein kleines Grübchen umschliessen. Auch solche Knochenringe (*o*) sieht man zuweilen, die von einem kleinen Schmelzhügelchen bedeckt oder von seinem Rand zur Hälfte umwachsen sind. Aehnliche Befunde (Schmelzüberzug, Zähnchen und Knochenringe) bieten die Belegknochen des Schultergürtels dar.

Der dritte Theil des gesammten Hautskelets oder das Flossenskelet wird beim Lepidosteus von zusammengesetzten Gliederstrahlen gebildet. Die an der Flossenbasis einfachen Strahlen theilen sich dichotomisch zu wiederholten Malen und zerfallen so nach der Peripherie zu successive in zwei, vier und acht feinere Strahlen. Jeder von ihnen setzt sich aus einer Doppelreihe von oblongen Plättchen zusammen, die immer paarweise mit ihren flachen Seiten aneinandergelegt und durch Bindegewebe verbunden ein Glied ausmachen. An der Flossenperipherie finden sich die kleinsten Plättchen, nach der Basis zu werden sie dicker, etwas länger und namentlich breiter, was daher rührt, dass zwei Plättchenreihen näher zusammenrücken und seitlich untereinander verschmelzen. Nach der Peripherie der Flosse zu bestehen die Plättchen einzig und allein aus Knochengewebe, welches wie im übrigen Hautskelet Knochenkörperchen und Zahnbeinröhrchen gemischt enthält. An vielen Orten sind auf der Oberfläche der Plättchen kleine Zähne zu beobachten, die je nach der Grösse der ersteren in einer oder in zwei Reihen angeordnet sind (Taf. I Fig. 9). Von der Peripherie nach der Ba-

Digitized by Google

sis der Flosse nehmen sie an Länge allmälig zu; auf vielen Strahlen und zum Theil auf grossen Strecken der Flossen werden sie vollständig vermisst; so schienen sie mir z. B. an der Schwanzflosse zu fehlen. In diesen Fällen bemerkt man dann aber, dass die Plättchen mit einer oder mit zwei Reihen von Knochenringen, den Resten von resorbirten Zähnchen, versehen sind. Noch eine dritte Beschaffenheit können die Flossenplättchen von Lepidosteus an manchen Stellen darbieten, wodurch sie zugleich mit den übrigen Theilen des Hautskelets eine grössere Uebereinstimmung gewinnen (Taf. I Fig. 3). So finde ich an der Basis der Rückenflosse ihre Oberfläche zum Theil mit Schmelz (*a*) bedeckt, welcher einen kleinen ovalen Höcker in der Mitte des quadratischen Knochenstückchens bildet. Rechts und links von ihm erheben sich entweder einige gekrümmte Zähnchen (*d*) oder es sind wenigstens noch die ehemaligen Ansatzstellen (*h*) derselben wahrzunehmen.

Endlich sind noch als besonders modificirte Theile des Flossenskelets die sogenannten Fulcra zu erwähnen, welche, wie zuerst L. Agassiz hervorgehoben hat, für Lepidosteus und für viele fossile Ganoiden höchst charakteristische und systematisch bedeutsame Gebilde sind (Taf. II Fig. 6). Unter Fulcra versteht man kleine Knochenstückchen, die in zwei Reihen den Vorderrand der Flossen bedecken und wie Schindeln übereinander liegen. Sie sind langgestreckt und an beiden Enden zugespitzt; auf ihrer Oberfläche werden sie stellenweise ähnlich wie die Schuppen von einer Schmelzlage überzogen und tragen ausserdem noch hier und da nach rückwärts gekrümmte Zähne, von welchen einer durch seine Grösse besonders auffällt und schon bei unbewaffnetem Auge leicht zu erkennen ist (Taf. I Fig. 6). Der grosse Hautzahn ist an dem distalen Ende eines jeden Fulcrum angebracht; er besitzt eine lange schmale Pulpahöhle, die mit einem Haversischen Canal in dem Knochen zusammenhängt und ausserdem noch an der Basis des Dentins sich durch mehrere Nebencanäle nach aussen öffnet. Von der Pulpa entspringen in den dicken Dentinmantel dicht bei einander zahlreiche feine Dentinröhrchen, die sich gabeln und mit den Nachbarröhrchen anastomosiren. Auch ein ansehnliches zugespitztes Schmelzkäppchen (*a*) ist auf dem Ende des Zahns vorhanden. In dasselbe dringen zahlreiche Dentinröhrchen hinein. Hat man durch Salzsäure den Schmelz aufgelöst, so ragen sie frei über die Oberfläche des Zahnbeins hervor und flottiren frei in der Zusatzflüssigkeit (Taf. I Fig. 8 *f*). Nach seiner Grösse und Beschaffenheit könnte der auf

Digitized by Google

der Spitze eines Fulcrum stehende Zahn für einen Zahn aus der Mundhöhle gehalten werden.

2) Polypterus bichir.

Im Integument von Polypterus bichir fand ich an keiner Stelle so kleine Hautossificationen wie bei Lepidosteus vor, so dass ich gleich mit dem Schuppenpanzer beginnen kann. Die Schuppen sind rhomboidal geformt und in derselben Weise wie bei der andern Ganoidenart in schrägen Längsreihen angeordnet und mit einander verbunden; dagegen ergeben sich in der histologischen Structur so auffällige Verschiedenheiten, dass sie sofort in die Augen springen. Von den beiden Substanzen der Schuppe, dem Knochengewebe und dem Schmelz, ist ersteres mit einem reichen Haversischen Canalnetz (*i*) versehen, welches bei Lepidosteus fehlte (Taf. *V* Fig. 1 u. 7). Das Netz breitet sich in geringer Entfernung von der oberen Fläche in einer Ebene aus, indem es im Centrum engere und nach der Peripherie zu weitere Maschen bildet. Von hier aus dringen nach abwärts und nach aufwärts und zwar in der letzteren Richtung in grösserer Anzahl senkrechte Canäle, um durch Foramina (*k*) auf der Schuppenoberfläche auszumünden. Zahlreiche feine Dentinröhrchen nehmen von dem Haversischen Canalnetz ihren Ursprung (Taf. III Fig. 3 u. 7) und verzweigen sich von Anfang an baumartig in der Grundsubstanz, wobei sie durch feinste Ausläufer miteinander in Communication treten. Entsprechend der Lage der Haversischen Canäle ist das Röhrchennetz vorzugsweise in dem obern Theil der Schuppe entwickelt, welcher in Folge dessen dem Vasodentin, wie es vielfach in den Zähnen der Fische auftritt, sehr ähnlich wird. Im Gegensatz hierzu sind in dem unteren Theil die Dentinröhrchen auf die Umgebung der wenigen abwärts steigenden Canäle beschränkt, dagegen sind an ihrer Stelle zahlreichere Knochenkörperchen zu sehen, deren Ausläufer mit den Dentinröhrchen hier und da zusammenhängen. Die Haversischen Canäle enthalten Blutgefässe und wo sie an Weite zunehmen, auch Fettgewebe. In ihrer Umgebung zeigt die Knochengrundsubstanz eine schwache concentrische Schichtung.

Nach aussen werden die Schuppen von einer ziemlich dicken Schmelzschicht überzogen, die auf ihrer Oberfläche wieder die feine höckerige Structur wie bei Lepidosteus erkennen lässt. Hier und da dringen in dieselbe die Dentinröhrchen aus dem Knochengewebe eine Strecke weit hinein (Taf. III Fig. 3 *f*). Die von dem Haver-

Digitized by Google

sischen Canalnetz nach oben entspringenden Blutgefässe setzen sich auch in den Schmelz bis an seine Oberfläche fort, wobei sie von einer Verlängerung der Knochengrundsubstanz scheidenförmig umgeben werden. Auf Durchschnitten durch entkalkte Schuppen ragen diese Scheiden wie freie Papillen, da die zwischenliegende Schmelzsubstanz aufgelöst ist, aus der Oberfläche hervor und sind als solche auch von LEYDIG beschrieben und abgebildet worden (Taf. III Fig. 7 *k*. Sie schienen ihm unverknöchert zu sein und sich aus kleinen Vertiefungen zu erheben, die man mit der Loupe oder selbst mit freiem Auge auf der unveränderten Schuppe erblicken könne. Dem gegenüber hat schon REISSNER richtig hervorgehoben, dass die scheinbaren Papillen nur »die von Schmelz befreiten Blutgefässe«, — setzen wir hinzu — mit ihren Knochenscheiden sind. An der Oberfläche der Schuppen müssen die Blutgefässe blind enden, da die Epidermis dem Schmelz unmittelbar aufliegt. Zähnchen oder Rudimente von solchen, wie sie von Lepidosteus beschrieben wurden, kommen am Schuppenpanzer von Polypterus nicht vor.

Eine abweichende Beschaffenheit nimmt das Hautskelet an der Basis der Brustflossen an. Die Basalia des primären Flossenskelets werden hier auf der dem Körper zugewandten Seite von nackter Haut, auf der entgegengesetzten Seite von kleinen polygonalen Schüppchen überzogen, welche in ihrem feineren Bau mit den grossen Schuppen übereinstimmen. Was uns aber noch besonders interessirt, das sind kleine Knochenplättchen, die am Rand der Flossenbasis am Uebergang der nackten hinteren in die beschuppte vordere Hautfläche sitzen. Sie enthalten weite Haversische Räume und sind auf ihrer Oberfläche mit Knochenleisten versehen. Von diesen entspringen dicht bei einander zahlreiche kleine Zähnchen, deren weite Pulpahöhlen mit dem Haversischen Canalnetz durch kurze senkrecht aufsteigende Canäle zusammenhängen. Einem Theil dieser unregelmässig geformten Schüppchen fehlt ein Schmelzüberzug und erscheint ihre Oberfläche in Folge von Leisten und Zacken rauh. Andere — meist die grösseren — haben die Zähnchen auf einem Theil ihrer Oberfläche verloren und haben dafür streckenweise eine dünne Schmelzdecke erhalten.

Aehnliche Befunde bieten sich dem Beobachter bei der Untersuchung der Belegknochen des primären Schultergürtels dar. Man findet hier grössere und kleinere Knochenstücke, die sich an den Schuppenpanzer unmittelbar anschliessen und auf den ersten Blick nur durch ihre Form und Grösse von den Schuppen unterschieden

Digitized by Google

sind. Löst man ein kleineres Stück ab, hellt es in Kalilauge auf und untersucht es bei schwächeren Vergrösserungen, so gewahrt man ein Haversisches Canalnetz, das sich in einer Horizontalebene ausbreitet (Taf. III Fig. 2). Es liegt, wie Querschnitte zeigen (Taf. III Fig. 8) dicht unter der Knochenoberfläche wie bei den Schuppen, und gibt baumförmig verzweigte Dentinröhrchen ab. Die obere Fläche des Skeletstückes ist von niedrigen Leisten bedeckt, die mehr oder minder parallel zu einander verlaufen und mit kleinen Zähnchen bedeckt sind (Taf. III Fig. 2). Diese stehen oft dicht neben einander, besitzen an der Basis eine viel weitere Pulpahöhle als bei Lepidosteus (Taf. III Fig. 6 und 8) und communiciren durch einen absteigenden Canal mit dem Haversischen Gefässnetz. Dazwischen erheben sich von den Leisten auch einzelne Knochenringe (*h*), die Reste von resorbirten Zähnchen.

Während der Schmelz auf den vorliegenden Knochen fehlt, ist er dagegen in reichem Maasse auf den grösseren Belegstücken des Schultergürtels und zwar in der Form von kleinen Hügeln abgelagert, die bei unbewaffnetem Auge schon sichtbar der Oberfläche ein höckeriges Aussehen verleihen (Taf. II Fig. 4). Wie bei den Schuppen wird der Schmelz auch hier von einzelnen aufsteigenden Haversischen Canälen (*s*) durchsetzt; ferner dringen in grosser Anzahl die Enden der Zahnbeinröhrchen in ihn ein, welche in der Umgebung der Haversischen Canäle, wie der Querschliff in Fig. 3 Taf. III lehrt, ein dichtes feines Netzwerk bilden. Der Schmelz erreicht stellenweise die ansehnliche Dicke von 80—100 μ, von der unterliegenden Substanz, die in ihrer feineren Structur den anderen seither beschriebenen Hautossificationen gleicht, setzt er sich in einer geraden Linie ziemlich scharf ab. Zähnchen werden auf diesen grösseren Knochen vermisst.

Das hier entworfene Bild passt in jeder Beziehung auch auf die Belegknochen des Primordialcranium, von denen schon Agassiz bemerkt hat, dass sie Schmelz besitzen; wir brauchen daher nicht näher auf sie einzugehen.

So bleibt uns denn jetzt noch das Flossenskelet zu untersuchen übrig, das wie bei Lepidosteus zusammengesetzte, nach der Peripherie dichotomisch sich vervielfachende Strahlen enthält. An keiner einzigen Stelle sind die Plättchen bei Polypterus bezahnt; nach der Peripherie der Flossen zu bestehen sie einzig und allein aus einer homogenen Knochensubstanz ohne Haversische Canäle und ohne Schmelzbekleidung. Diese beiden Theile gesellen sich erst hinzu, je mehr wir uns vom Ende der Strahlen entfernen. Zunächst treten Plättchen

Digitized by Google

auf, die nur in ihrer Mitte mit einem kleinen ovalen Schmelzhügelchen versehen sind, dann solche, auf denen das Hügelchen sich verbreitert hat (Taf. II Fig. 9 *a*), und endlich sehen wir nahe der Basis die grossen durch Verwachsung mehrerer entstandenen Flossenplättchen vollständig mit Schmelz gleichsam überfirnisst, zugleich sehen wir auch ein vollständiges Haversisches Canalnetz nahe der Oberfläche des Knochens entwickelt.

Am Flossenskelet von Polypterus fehlen Fulcra; dagegen bieten uns die Rückenflosse und die Brustflossen einige bemerkenswerthe Abweichungen vom gewöhnlichen Verhalten dar. Die Rückenflosse ist in 16 einzelne kleine Flösschen zerfallen, von denen jede einen festen Stachel (Taf. II Fig. 5) und mehrere kleine gegliederte Strahlen aufweist. Der Stachel (Taf. II Fig. 5) ist ziemlich breit, auf seiner Rückseite rinnenförmig vertieft, nach oben läuft er in zwei Spitzen aus, auf seiner vorderen Fläche ist er mit Schmelz bedeckt und unter diesem mit einem Haversischen Canalnetz versorgt.

Ueber eine eigenthümliche Beschaffenheit der Brustflossen haben bereits Joh. Müller[1]) und Leydig Angaben gemacht. Joh. Müller hat zuerst bemerkt, dass die hintere Fläche der Flosse zwischen den Flossenstrahlen mit sehr kleinen Schuppen besetzt ist; Leydig hat den Befund weiter verfolgt und die Beschaffenheit der Schüppchen genauer untersucht (Taf. II Fig. 9). Diese »sind am Beginn der Flossenstrahlen hufeisenförmig, werden im Verlauf zwischen denselben mehr rundlich, dann länglich und gehen zuletzt in unregelmässige Formen aus. Was diese Schuppen aber eigenthümlich macht, ist ein Wall oder Aufsatz, den jede besitzt und welcher Zähne trägt. Die Umrisse des Walles richten sich nach der Form der Schuppe, sie gehen daher von der hufeisenförmigen in die ringförmige Gestalt über. Die Zähne erscheinen als unmittelbare Fortsetzungen der Schuppensubstanz und die Haversischen Räume der letzteren geben blinde Aussackungen — eine Art Pulpahöhle — ins Innere des Zahnes, von der dann freie verzweigte Canäle zur Peripherie ausstrahlen.« Dieser Schilderung Leydig's können wir noch die Bemerkung hinzufügen, dass die zahntragenden Schüppchen schmelzfrei sind, während die ihnen zur Seite gelagerten Flossenplättchen Schmelz besitzen.

Im Anschluss an die Befunde, welche mir der erwachsene Po-

---

[1]) Joh. Müller. Ueber den Bau und die Grenzen der Ganoiden. Abhandl. der Berliner Akademie. 1840. pag. 149.

Digitized by Google

lypterus darbot, theile ich noch einige Beobachtungen über das Hautskelet von einem sehr jungen Exemplar mit, welches ich aus dem Hofnaturaliencabinet zu Wien durch die Freundlichkeit des Herrn Professor STEINDACHNER erhalten habe. Das Exemplar (Polypterus senegalus) misst 9,5 cm und ist durch den Besitz von äusseren Kiemen ausgezeichnet, über welche uns zuerst STEINDACHNER[1]) berichtet hat. Die kleinen rhomboidalen Schüppchen enthalten sehr weite netzförmig ausgebreitete Canäle und scheinen mir noch nicht von Schmelz überzogen zu werden. Hautzähnchen kommen auch hier nur an den Stellen vor, welche ich oben bezeichnet habe. Das Hautskelet vom jungen Thiere bietet uns daher, wenn wir von dem Fehlen des Schmelzes absehen, nicht mehr Anknüpfungspunkte an ursprünglichere Verhältnisse dar, als wir bereits vom Erwachsenen kennen gelernt haben.

Vergleichender Theil.

Durch die vorausgeschickte Beschreibung des Hautskelets von Lepidosteus und von Polypterus ist uns eine Reihe von Thatsachen an die Hand gegeben worden, welche uns jetzt die früher aufgeworfene Frage, in welchem genetischen Verhältniss das Hautskelet der beiden Ganoiden zu demjenigen der Selachier und anderer Fische steht, zu beantworten gestatten.

Als die phylogenetisch ältesten Hautverknöcherungen sind ohne Zweifel die kleinen Zähnchen zu betrachten, welche ähnlich wie bei Hypostoma beschaffen sind. Sie konnten in weitester Verbreitung von uns bei Lepidosteus nachgewiesen werden: in der nackten Haut an der Unterseite des Kopfes, in einzelnen Bezirken des Schuppenpanzers, auf den Flossenplättchen und endlich auf den Belegknochen des Kopfes und des Schultergürtels. Dagegen finden sie sich bei Polypterus bichir nur in einem sehr beschränkten Bezirke: auf Knochenplättchen an der Basis und auf der hinteren Fläche der Brustflossen und auf den kleineren Belegstücken des Schultergürtels. In der Verbreitung der Zähnchen, deren Spitze zum Theil mit Schmelz überkleidet ist, zeigt uns daher das Hautskelet bei Lepidosteus weit primitivere Zustände, als bei Polypterus, bei welchem sich die Haut-

[1]) FR. STEINDACHNER. Polypterus Lapradei und Polypterus senegalus aus dem Senegal. Sitzungsberichte der mathem. naturw. Classe d. k. Akad. der Wissensch. LX Bd. 1. Abth. Jahrgang 1869. pag. 103.

Digitized by Google

zähnchen fast vollständig rückgebildet haben. Die Bedeutung dieser Befunde beruht nun darin, dass wir durch sie Anknüpfungspunkte an das Hautskelet der Selachier gewonnen haben. Denn wie ich schon früher durchgeführt habe, sind die Placoidschuppen der Selachier und die Hautzähnchen, welche hier und da bei Knochenfischen zur Beobachtung gelangen, einander homolog, gleichzeitig repräsentiren sie uns auch die Grundform, von welcher alle übrigen Theile des Hautskelets sich ableiten lassen.

Als isolirte, vollkommen für sich bestehende Bildungen kommen die Hautzähnchen bei Lepidosteus nur in der zum grössten Theil nakten Haut an der Unterseite des Kopfes vor und sind hier mittels eines kleinen Basalplättchens in den geschichteten Bindegewebslamellen des Corium befestigt (Taf. I Fig. 5). An allen andern Orten sitzen sie in grösserer Anzahl auf umfangreicheren Hautossificationen auf, die man je nach ihrer Grösse, Form und Lage als Schuppen, Flossenplättchen und Belegknochen bezeichnet. In ihrer histologischen Structur unterscheiden sich diese Ossificationen, indem sie zum Theil auf ihrer Oberfläche von einer Schmelzkruste bedeckt werden, zum kleineren Theil schmelzfrei sind. Das letztere gilt von den an der Flossenperipherie gelegenen Flossenplättchen und von einzelnen kleinen Belegknochen des Schultergürtels von Lepidosteus und Polypterus, sowie von kleinen schuppenförmigen Plättchen an der Brustflosse des letztgenannten Ganoiden. Wir werden sie als die ursprünglicheren Hautossificationen beurtheilen müssen, einmal weil bei allen andern Knochenfischen die Theile des Hautskelets nicht emaillirt sind und zweitens weil an den Flossenplättchen nachweisbar der Schmelz erst später auf die Oberfläche abgelagert wird. Auch schien mir auf den Schuppen des jungen Exemplars vom Polypterus seneg. der Schmelz zu fehlen. Für das Integument der beiden Ganoiden wird daher ein Zustand vorauszusetzen sein, wo alle Schuppen, Flossenplättchen und Belegknochen schmelzfrei, aber mit Zähnchen bedeckt gewesen sind, wo sie mithin die Beschaffenheit uns darboten, durch welche sich der Hautpanzer von Hypostoma noch jetzt auszeichnet. Die Genese, welche ich für die einzelnen Theile des letzteren früher glaube begründet zu haben, wird dann auch für die Ganoiden Geltung besitzen.

Wenn durch die angestellten Deductionen Lepidosteus und Polypterus in der Beschaffenheit ihres Hautskelets den Selachiern und Panzerwelsen näher gerückt sind, so entfernen sie sich auf der andern Seite von diesen nun wieder dadurch, dass ihre Hautossificatio-

Digitized by Google

nen, indem sie mit Schmelz überzogen werden, jenen höheren Ausbildungsgrad erlangen, der für die beiden Ganoiden so überaus charakteristisch ist. Da bei den Zähnen der Schmelz von der untersten Schicht der Epidermis ausgeschieden wird, so wird auch für die Hautossificationen der Ganoiden die Emaillirung in derselben Weise zu Stande kommen; überall wo die Verknöcherung der Schuppen, Flossenplättchen oder Belegknochen bis an die Grenze der Epidermis vorgedrungen ist, wird von der untersten Zellenlage der letzteren Schmelz aufgelagert. Derselbe tritt auf einem Theil der Flossenplättchen und auf den Belegknochen in Form von kleinen Hügelchen auf, die durch Thäler von einander getrennt werden, dagegen bildet er auf den eigentlichen Schuppen einen zusammenhängenden Ueberzug. Im ersten Fall entspringen die Hautzähnchen, soweit sie bei Lepidosteus noch nachgewiesen werden können, vom freigelassenen Knochengewebe zur Seite der Schmelzhügelchen, im andern Fall werden sie an ihrer Basis vom Schmelz rings umschlossen.

An das Ende der Entwicklungsreihe, in welcher sich die einzelnen Theile des Hautskelets von Lepidosteus und Polypterus anordnen lassen, stellen sich naturgemäss diejenigen Hautossificationen, welche auf ihrer Oberfläche mit Schmelz versehen sind, dagegen der Zähnchen entbehren. Bei ihnen hat eine Rückbildung der letzteren stattgefunden. Bei Lepidosteus sind die Zähnchen bei einem geringen Theil der Schuppen auf den hinteren und unteren Rand der Schuppen beschränkt, auf anderen fehlen sie ganz, ebenso fehlen sie auf einem Theil der emaillirten Flossenplättchen und Belegknochen. Auf allen diesen Skeletstücken sind indessen noch die Rudimente der resorbirten Zähnchen nachweisbar, in Form von tassenförmigen Aufsätzen, die von dem Knochen in Lücken des Schmelzüberzuges hineinragen. Im Unterschied zu Lepidosteus ist die Bezahnung bei Polypterus fast auf der ganzen Körperoberfläche rückgebildet und sind hier auch Structuren, die sich als Rudimente von Zähnchen deuten liessen, nicht mehr aufzufinden. Es scheint, dass auch bei sehr jungen Thieren die Hautzähnchen nicht mehr angelegt werden, während wir im Gegentheil von Lepidosteus erwarten dürfen, dass seine Jugendformen über den ganzen Körper reich bezahnt sind. Es wäre sehr wünschenswerth, wenn an den Ganoiden sowohl als auch an den Panzerwelsen hierauf gerichtete entwicklungsgeschichtliche Untersuchungen von Forschern angestellt würden, die sich in den Besitz des geeigneten Materials setzen könnten.

Digitized by Google

Auf Grund der mitgetheilten Beobachtungen und der an sie angeknüpften Betrachtungen gelangen wir jetzt zu dem allgemeinen Ergebniss, dass das Hautskelet von Lepidosteus und von Polypterus in seiner Phylogenese vier verschiedene Entwicklungsstadien hat durchlaufen müssen. Dieselben lassen sich in folgender Weise kennzeichnen.

1) Ursprünglich war die gesammte Hautoberfläche der beiden Ganoiden mit kleinen Hautzähnchen, den phylogenetisch ältesten Integumentossificationen, bedeckt, so dass bei ihnen gleichfalls ein Zustand des Integuments bestand, wie er noch jetzt bei den Selachiern erhalten ist.

2) Von diesem Ausgangspunkt aus sind durch Concrescenz von Zahngruppen zahntragende Schuppen, Flossenplättchen und Belegknochen des Schädels und Schultergürtels entstanden, wie sie in ähnlicher Weise bei vielen Panzerwelsen vorkommen.

3) Darauf ist auf das Knochengewebe an allen den Stellen, wo die Verknöcherung bis unter die Epidermis vorgedrungen ist, Schmelz (wie nach Analogie mit der Zahnentwicklung geschlossen werden kann, wahrscheinlich von der untersten Epidermisschicht) ausgeschieden worden.

4) Endlich hat sich auf den emaillirten Schuppen, Flossenplättchen und Belegknochen der Zahnbesatz entweder vollständig oder theilweise rückgebildet.

Bei Lepidosteus osseus finden sich im Integument neben einander Hautossificationen vor, die auf der einen oder der andern der vier unterschiedenen Entwicklungsstufen stehen.

Jena, den 1. August 1878.

Digitized by Google

Erklärung der Abbildungen.

Tafel I.

Theile aus dem Hautskelet von Lepidosteus osseus.

Fig. 1. Kleines Knochenplättchen mit einem Zähnchen aus der Haut von der Unterfläche des Kopfes. 80mal vergr.

Fig. 2. Ein Stückchen Haut mit kleinen zahntragenden Knochenplättchen von der Unterfläche des Kopfes. 20mal vergr.

Fig. 3. Flossenplättchen von der Basis der Rückenflosse. 20mal vergr.

Fig. 4. Schmelzhügelchen (*a*) der Fig. 1 von der Fläche betrachtet bei 300mal. Vergr.

Fig. 5. Kleines Hautzähnchen mit Basalplättchen aus der Haut von der Unterfläche des Kopfes. 20mal vergr.

Fig. 6. Grosser Hautzahn an der Spitze eines Fulcrum der Brustflosse. 20mal vergr.

Fig. 7. Hautzähnchen von einem Belegknochen des Schultergürtels. 80mal vergr.

Fig. 8. Schmelzspitzchen (*a*) des in Figur 6 abgebildeten Zahns nach Auflösung des Schmelzes in verdünnter Salzsäure. 300mal vergr.

Fig. 9. Flossenplättchen von der Peripherie der Rückenflosse. 20mal vergr.

Fig. 10. Stückchen eines Schliffes aus der Schuppenmitte. 300mal vergr.

Fig. 11. Stückchen eines Schliffes von der Peripherie der Schuppe. 300mal vergr.

Fig. 12. Stück eines Belegknochens vom Kiemendeckel. 20mal vergr.

Fig. 13. Stück einer bezahnten Schuppe aus der Nähe des Schultergürtels. 20mal vergr.

Tafel II.

Fig. 1. Durchschnitt durch eine entkalkte bezahnte Schuppe aus der Nähe des Schultergürtels von Lepidosteus. 50mal vergr.

Fig. 2. Tassenförmiger Aufsatz (*g*) der Figur 1 bei 300mal. Vergr.

Fig. 3. Durchschnitt durch zwei entkalkte Schuppen von Lepidosteus. 20mal vergr.

Fig. 4. Schliff durch einen emaillirten Belegknochen des Schultergürtels von Polypterus. 20mal vergr.

Fig. 5. Stachel aus der Rückenflosse von Polypterus. Natürl. Grösse.

Fig. 6. Fulcrum von der Brustflosse des Lepidosteus. 20mal vergr.

Fig. 7. Stückchen vom Schuppenpanzer des Lepidosteus. Natürl. Grösse.

Digitized by Google

Fig. 8. Einzelne Schuppe desselben. Natürl. Grösse.
Fig. 9. Stück von der hinteren Fläche der Brustflosse des Polypterus. 20mal vergr.
Fig. 10. Schmelzlage der Schuppen des Lepidosteus von der Fläche betrachtet. 300mal vergr.

Tafel III.

Fig. 1. Hintere Hälfte einer Schuppe des Polypterus. 20mal vergr.
Fig. 2. Theil eines bezahnten Knochenplättchens von Polypterus aus der Umgebung der Brustflosse. 50mal vergr.
Fig. 3. Ein Stückchen des Schliffes der Figur 4 Taf. III bei 300mal. Vergr.
Fig. 4. Odontoblast an der Ausmündung der Zahnbeinröhrchen an der unteren Schuppenfläche des Lepidosteus. 300mal vergr.
Fig. 5. Die Endausbreitung zweier Zahnbeinröhrchen in den Schuppen des Lepidosteus. 300mal vergr.
Fig. 6. Hautzähnchen von Polypterus isolirt. 80mal vergr.
Fig. 7. Durchschnitt durch zwei entkalkte Schuppen von Polypterus. 20mal vergr.
Fig. 8. Stück eines Querschnitts durch einen entkalkten Belegknochen des Schultergürtels von Polypterus. 50mal vergr.

Buchstabenerklärung.

a Schmelz.
b Dentin.
c Basalplatte.
d Hautzahn.
e Knochengewebe.
f Dentinröhrchen (Schmelzröhrchen).
g Basaltheil eines resorbirten Zahns im Schmelzüberzug der Schuppen von Lepidosteus.
h Knochenring. Befestigungsstelle eines resorbirten Zahns.
i Haversische Canäle.
k Ausmündung derselben auf der Oberfläche der Schuppen.
l Odontoblast.
m Risse im Schmelz.
n Höckerchen auf der Oberfläche des Schmelzes.
o Lücken im Schmelzüberzug.
t Schuppenligament.

Digitized by Google

Studien über die erste Entwicklung des Eies von Gonothyraea Lovéni (Allm.).

Von

R. S. Bergh,
in Kopenhagen.

Mit Tafel IV u. V.

Die vorliegende Abhandlung fusst auf Untersuchungen, die während des Frühjahres und des Sommers 1878 angestellt sind. Dieselben waren mehreren Unterbrechungen unterworfen, die jedoch kaum einen schädlichen Einfluss übten, sondern vielleicht eben veranlassten, dass der Verfasser gezwungen war den einzelnen Punkten der Untersuchung besonders oft nachzugehen, und daher in den Stand gesetzt wurde die Ergebnisse mit grösserer Sicherheit vorzulegen.

Die Eier der Coelenteraten sind vielmals untersucht worden; trotzdem existirt aber bis jetzt keine einzige zusammenhängende, in histologischer Beziehung genügende Darstellung der Entwicklungsvorgänge von der Bildung des Eies an bis ans Ende des Furchungsprocesses. Die hier folgende Abhandlung sucht diese Lücken unserer Erkenntniss auszufüllen, wenn auch zugegeben werden muss, dass auch sie den Entwicklungsgang nicht ganz ununterbrochen darstellen kann.

Die Art, welche das Hauptobject für die Untersuchung gewesen ist, die Gonothyraea Lovéni, Allm. (Campanularia geniculata (Lister) [1]), kommt sehr allgemein verbreitet sowohl bei Kopenhagen

[1]) Vgl. bezüglich der Synonymie: Th. Hincks, A history of the british hydroid Zoophytes. Vol. I. 1868. pag. 181.

Digitized by Google

wie bei Svendborg (an der Südostküste der Insel Fyen) vor, an welch' beiden Orten diese Untersuchungen angestellt wurden; das Thier sitzt an Zostera marina, an Fucus vesiculosus, an Pfählen, an der Unterseite von Böten u. s. w. fest, oft ganz dicht am Meeresufer; ich habe also bei der Untersuchung dieser Art ein immer leicht zu beschaffendes und reiches Material zur Disposition gehabt. — Es wurde mir aber zur Nothwendigkeit die resp. Verhältnisse auch bei anderen Formen sowohl innerhalb wie ausserhalb des Phylum der Colenteraten zu untersuchen. Diese vergleichenden Untersuchungen sind theils an denselben Orten (Kopenhagen und Svendborg) theils in Hellebäk (an der Nordküste von Seeland, im Kattegat) angestellt.

Bezüglich der Ordnung des Stoffes fand ich es zweckmässig erst das unbefruchtete, dann das befruchtete Ei darzustellen, und erst innerhalb jedes dieser Abschnitte meine Beobachtungen über Gonothyraea Lovéni (zugleich die bei diesen angewendeten technischen Methoden besprechend), alsdann die vergleichenden Untersuchungen und Betrachtungen, die sich hieran anknüpfen, darzulegen, dabei die positive Beobachtung, und die theoretische Reflexion ziemlich scharf aus einander haltend, um die Verwechselung von Beobachtung und Deutung möglichst zu vermeiden.

Erster Abschnitt.

Das unbefruchtete Ei.

I. Beobachtungen über Gonothyraea Lovéni.

Die Eier, die in den Gonophoren und in den medusiformen (obgleich festsitzenden) Gonozooiden der Campanulariaceen gebildet und entwickelt werden, bieten in mehr wie einer Beziehung der Untersuchung bedeutende Schwierigkeiten dar. Erstens liegen sie von den Geweben der Polypen, zuerst von der »ernährenden Substanz« im Gonophore, später von den Wänden der Gonozooide umgeben; zweitens sind die Eier selbst ziemlich undurchsichtig wegen der (circa 0,0028 im Diam. messenden) Lecithkugeln. Die inneren Vorgänge, die sich auf den Kern, die Kernkörperchen u. s. w. des Eies beziehen, werden also doppelt verschleiert; denn es ist sehr schwierig, und es gehört eben Glück dazu, die Eier zu isoliren ohne sie zugleich zu zerreissen.

Während die Zoospermien bei Gonothyraea Lovéni wie bei sämmtlichen bisher genauer untersuchten Hydroiden von dem inter-

Digitized by Google

stitiellen Gewebe des Ectoderms herstammen, nehmen die Eier ihren Ursprung vom Entoderm. Dieser Schluss kann mit grosser Wahrscheinlichkeit aus folgenden Gründen gezogen werden. Zerzupft man einen weiblichen Cormus; nachdem man denselben erst kurze Zeit (5—15 Minuten) in 1% Essigsäure macerirt hat, so wird man ausser den typischen Entodermzellen und den typisch entwickelten Eiern eine Reihe von Uebergangsgliedern zwischen denselben finden, die diesen Schluss sehr wahrscheinlich machen. Die Veränderungen sind im Wesentlichen die, dass die Zellen grösser werden, wobei auch der Kern und das Kernkörperchen stark anwachsen; die Vacuolen im Protoplasma verschwinden, die Cilie wird eingezogen, und das Protoplasma wird nach und nach vielmehr grobkörnig, so dass es zuletzt zu echter Dottersubstanz wird. — Dann kann man auch oft ein wenig unterhalb des Gonophors im Cönenchym ganz junge Eier sehen, und diese liegen dann immer innerhalb der Muskellage (mit der Stützlamelle, ihrer Bindesubstanz); wenn die Eier also vom Ectoderm herstammen sollten, müssten dieselben aus diesem durch die Muskellage und die Stützlamelle gewandert sein; eine solche Wanderung ist aber sehr unwahrscheinlich. Ich kann mich also, was diesen Punkt betrifft, ganz an Ed. van Beneden [1]) und G. v. Koch [2]) anschliessen, die schon früher den Ursprung der Eier aus dem Entoderm, der Zoospermien aus dem Ectoderm für andere Formen von Hydroiden behauptet haben.

Die jüngsten, typisch entwickelten Eier bestehen aus einem Dotter, der in zwei deutlich getrennte Schichten geschieden ist, die von sehr verschiedenem Diameter sind: eine dünnere, äussere, hyaline und eine innere, dickere, grobkörnige (Exoplasma und Endoplasma). Die Form des Eies variirt bedeutend; bald ist es rundlich, bald oval, bald oviform (zugespitzt an dem einen Ende, abgerundet an dem anderen). Hieraus folgt eine sehr starke Variabilität des Diameters des Endoplasma; innerhalb desselben Eies kann das Endoplasma an der einen Seite des Keimbläschens die doppelte Mächtigkeit haben im Vergleich mit der anderen. Auch die Grösse des Eies variirt, was daraus folgt, dass das Ei eine Zeitlang wächst ohne sich in irgend einer anderen Beziehung zu verändern; die kleinsten Eier,

[1]) Ed. van Beneden, De la distinct. orig. du testic. et de l'ovaire; etc. Bull. d. l'acad. de Belgique. 2. Sér. Tom. XXXVII. 1874. pag 530—595.

[2]) G. v. Koch. Mittheil. über Coelenteraten. Diese Zeitschr. Bd. II. 1876. pag. 83—86, Taf. IV.

Digitized by Google

die ich auf dieser Entwicklungsstufe antraf, Eier, welche also noch keinen der Reifungsvorgänge durchliefen, messen im Diam. 0,02 mm, die grössten 0,07 mm. Wie man hieraus ersieht, ist das Wachsthum also in dieser Periode sehr bedeutend. In der Mitte der grobkörnigen Schicht liegt das wohl entwickelte Keimbläschen, dessen Grösse gleichfalls sehr verschieden ist: in kleineren Eiern ist sein Durchmesser circa 0,01, in grösseren circa 0,03 mm; es wächst also ebenfalls stark. Es ist von einer Membran umgeben, was man daraus ersieht, dass es doppelt contourirt erscheint; es schliesst den gewöhnlich eine fast centrale Lage einnehmenden Keimfleck ein. Letzterer ist meist rund, variirt indessen bezüglich der Form ziemlich bedeutend, was wahrscheinlich immer eine Folge von amoeboiden Bewegungen ist, die ich an ihm direct wahrgenommen habe. Dieselben gehen jedoch ziemlich langsam vor sich und müssen mittelst starker Systeme beobachtet werden; um Zeit zu sparen ist es daher die zweckmässigste Methode das Object (in einer feuchten Kammer an einem an der Unterseite des Deckgläschens hängenden Tropfen) zu fixiren und zu zeichnen und es dann viertelstündlich oder halbstündlich oder in noch längeren Zwischenräumen zu beobachten; man wird dann oft (doch natürlich nicht immer) constatiren können, wie sich die Form verändert hat. Am lebhaftesten wird diese Bewegung gegen den Zeitpunkt, in welchem der Keimfleck sich zu theilen beginnt (siehe unten). Sein Durchmesser ist 0,008—0,015 mm; er zeigt also auch starkes Wachsthum. Immer schliesst er eine oder mehrere Vacuolen ein; findet sich deren nur eine, so variirt ihr Durchmesser von 0,001—0,003 mm. Der Keimfleck liegt in einer plasmatischen Masse (dem von Ed. van Beneden sog. Nucleoplasma), deren Centrum er gewöhnlich einnimmt. Dieses Nucleoplasma hat die Form eines Reticulum: von dem Centrum aus strecken sich feine Stränge gegen die Peripherie hin, wo sich auch innerhalb der Membran eine feine Schicht von zusammenhängendem Plasma findet. Zwischen diesen Strängen findet sich der Kernsaft. Das nucleoplasmatische Reticulum ist indessen nicht immer eine leicht zu erkennende Substanz; gewöhnlich sieht man es gar nicht, weil es verdeckt wird, erstens von der Wand des Gonophors, welche oft von Diatomeen, Infusorien u. s. w. bekleidet wird, zweitens vom Dotter. Um es deutlich zu sehen thut man vielleicht am besten die Objecte in 1% Essigsäure zu maceriren und demnächst die Eier zu isoliren, wodurch dieselben fast immer zerrissen werden, das Keimbläschen aber gewöhnlich unverletzt bleibt. Das Nucleo-

Digitized by Google

plasma färbt sich durch Behandlung mit Osmiumsäure und Beale-schem Carmin fast gar nicht, wogegen der Keimfleck sehr intensiv roth gefärbt wird. Elemente, welche als die von VAN BENEDEN sog. Pseudonucleolen (Nebennucleolen) gedeutet werden könnten, habe ich bei dieser Form niemals gesehen, und nach der Menge von Eiern, die mir in dieser Beziehung ein negatives Ergebniss boten, würde ich geneigt sein jene Gebilde als hier nicht existirend zu betrachten. Ein auf der eben geschilderten Entwicklungsstufe befindliches Ei ist in Fig. 1 dargestellt.

Während man gewöhnlich Eier von dieser Beschaffenheit im untersten Theile des Gonophors findet, sieht man im obersten Theile desselben andere Verhältnisse. Was zunächst die Grösse betrifft, so ist sowohl das Ei wie das Keimbläschen stark gewachsen: das Ei hat jetzt einen Durchmesser von circa 0,11—0,15 mm, das Keimbläschen von 0,035 — 0,04 mm. Die Differenzirung des Protoplasma in Exoplasma und Endoplasma besteht noch fort, ist aber nicht ganz so deutlich wie früher, und die hyaline Schicht ist verhältnissmässig schmäler geworden. Das Keimbläschen hat noch eine deutliche doppelte Contour, also eine Membran, ist wie früher sphärischer Form und liegt noch fast central im Ei. Dieses ist (wie früher) noch vollständig nackt, weder von einer Membran noch von einer Gallerthülle umgeben, liegt aber in der ernährenden Substanz des Gonophors eingebettet, ebenso wie bei anderen Formen von Hydroiden (Cordylophora u. s. w.). Die Hauptveränderung, die in diesen Eiern vorgegangen ist, besteht in einer wesentlichen Umbildung des Inhalts des Keimbläschens. Erstens kann man jetzt durch keinerlei Behandlungsweise irgend eine Spur vom Nucleoplasma sehen; der Inhalt des Keimbläschens ist, wenn wir von dem in mehrere Theilstücke zerfallenen Keimfleck absehen, eine vollständig klare Flüssigkeit. Dann findet man statt des einzelnen Keimflecks eine grössere Anzahl von solchen, welche sowohl bezüglich der Form wie bezüglich der Grösse sehr stark variiren (Fig. 3 *a* und *b*). Während einige derselben ganz rund und so klein sind, dass sie nur durch starke Vergrösserungen gesehen werden können, sind andere von bedeutender Grösse und von ganz unregelmässigen Formen; sehr gewöhnlich trifft man solche, die eine hufeisenförmige und biscuitförmige Gestalt angenommen haben; es hat dann oft das Aussehen, als ob sie in Theilung begriffen wären. Dass wirklich alle diese Keimflecke echte Nucleoli sind, und aus Kernsubstanz bestehen, wird durch die Färbungsreaction

Digitized by Google

bewiesen; sie färben sich nämlich alle ohne Ausnahme intensiv roth durch Behandlung mit Osmiumsäure und Beale'schem Carmin; keine derselben sind also Pseudonucleolen. Oft macht es den Eindruck, als ob das Volum der secundären Keimflecke zusammengenommen grösser wäre, als das des primären für sich. Sie schliessen immer, ebenso wie der primäre Keimfleck, eine oder mehrere kleine Vacuolen ein, welche ganz dieselben optischen und chemischen Eigenschaften haben wie die des primären Keimflecks: sie brechen im frischen Zustande das Licht stärker als die eigentliche Nuclearsubstanz, werden aber durch die Osmium-Carminbehandlung weniger intensiv gefärbt.

Da ich immer in den jüngsten Eiern einen grossen Keimfleck, in den etwas älteren mehrere kleinere fand, wurde ich gleich zu der Vermuthung gebracht, dass der ursprüngliche Keimfleck sich gegen die Reifung des Eies in mehrere Stücke theile. Hierauf deutet auch die Biscuitform, die man oft an den kleineren Keimflecken beobachten kann. Diese Verhältnisse liefern jedoch keineswegs einen endgültigen Beweis hierfür. Als ich daher einmal in einem Eie einen noch ungetheilten Keimfleck fand, welcher die Biscuitform angenommen hatte, beobachtete ich denselben längere Zeit hindurch, und nach etwa einer halben Stunde war er vollständig in zwei Stücke getheilt. Der Anfang der Theilung bestand darin, dass der Keimfleck sich in die Länge streckte und die erwähnte Form annahm; zugleich glaube ich bemerkt zu haben, dass auch die Vacuole in seinem Inneren sich in die Länge streckte, was ich jedoch nicht mit entscheidender Sicherheit behaupten kann (Fig. 2 *a*). Demnächst bildete sich an der Mitte eine ringförmige Einschnürung, die zuletzt die zwei Hälften ganz von einander schied; jeder dieser neuen Keimflecke enthielt dann seinen Theil der Vacuole (Fig. 2 *b*). Indessen ist dieses kaum die einzige Weise, in der der Keimfleck sich theilen kann; bisweilen habe ich Formen gesehen, die dem Morulastadium des Eies in Miniatur ähnelten; dies scheint mir darauf zu deuten, dass der Keimfleck sich auch mit einem Male in viele Stücke theilen kann (vgl. Fig. 4). Der Keimfleck vermag sich also in amöboider Weise zu bewegen und zu theilen; eine active Wanderung der Nucleoli durch den Kernsaft, wie dies AUERBACH [1]) bei gewissen Nematoden in den Vorkernen gesehen hat, kommt wahrscheinlich hier nicht vor; ich wenigstens habe niemals etwas Aehnliches beobachtet.

---

[1]) L. AUERBACH, Organologische Studien. Heft II. 1874. pag. 206—208.

Digitized by Google

Wenn die Eier aus den Gonophoren in die Gonozooide treten, und während der ersten Zeit, durch welche man sie in diesen findet, sind sie gewöhnlich von folgender Beschaffenheit. Der Dotter ist eine vollständig gleichartige Masse, die keine Spur einer Differenzirung in Exoplasma und Endoplasma zeigt; die ganze Masse ist ziemlich gleichartig grobkörnig (Fig. 5). Das Ei variirt bezüglich der Form sehr stark ebenso wie an den sämmtlichen früheren Entwicklungsstufen; es ist vollkommen nackt; sein Durchmesser ist circa 0,2 mm, das Ei ist also weiter gewachsen. Das Keimbläschen ist fernerhin bezüglich seines Inhaltes wichtigen Veränderungen unterworfen gewesen. Es ist gewöhnlich noch doppelt contourirt, besitzt also seine Membran noch unverletzt; sein Inhalt ist aber jetzt ganz homogen; man sieht im frischen Zustande weder die Spur eines Keimflecks oder eines Nucleoplasma in ihm, und durch keine Behandlungsweisen habe ich solches finden können (Fig. 6). Das Keimbläschen ist ebenso wie das ganze Ei weiter gewachsen; sein Durchmesser ist jetzt 0,05—0,06 mm; gewöhnlich ist es noch sphärischer Form, liegt aber nicht mehr im Centrum des Eies, sondern ist gegen die Peripherie hinaus getrieben worden und wird von der Oberfläche nur durch eine sehr schmale Schicht von Dotter geschieden, welcher sich über es hinerstreckt (Fig. 5).

Nachdem die Eier einige Zeit in den Gonozooiden gelegen haben, zeigen sie wiederum Veränderungen. Das Keimbläschen besitzt jetzt nicht mehr seine doppelte Contour; bei Zusatz von ein wenig schwacher Essigsäure sieht man oft noch einen Rest der Membran; diese ist dann aber nicht mehr glatt, sondern faltig und von unregelmässiger Oberfläche. Das Keimbläschen liegt in dieser Entwicklungsstufe fast ganz gegen die Oberfläche hinaus; es ist ebenso wie das ganze Ei von derselben Grösse wie auf dem vorhergehenden Stadium; in der letztverlaufenen Periode ist also kein Wachsthum vor sich gegangen; nach aller Wahrscheinlichkeit ist dies eine Folge davon, dass das Ei jetzt nicht so wie früher von der ernährenden Substanz umgeben und bespült wird. — Hat man eine kurze Zeit mit dem Zusatz der Essigsäure gewartet, so kann man gar keine Spur der Membran des Keimbläschens mehr nachweisen. Dieses zeigt sich jetzt sowohl in frischem Zustande wie nach Behandlung mit Reagentien nur als ein heller Fleck an der Oberfläche ohne deutlichen Contour; sein Inhalt fliesst vor dem Auge mit dem umgebenden Dotter zusammen (Fig. 7). Einen Riss oder eine Oeffnung

Digitized by Google

in der Membran habe ich niemals beobachten können. — Das Ei ist ebenso wie früher ganz nackt.

Während man bis zu diesem Punkte die Hauptuntersuchung an frischen, lebenden Objecten anstellen konnte und einzelne Reagentien [1]) nur deshalb zu Hülfe zu nehmen brauchte um die Richtigkeit der Beobachtungen an den ersten zu beweisen, so ist man jetzt genöthigt den umgekehrten Weg einzuschlagen; denn man kann schon auf den nächsten Entwicklungsstufen an frischen Präparaten nur die äussere Form erkennen; das Ei ist nämlich wegen der dunkeln Lecithkugeln fast ganz undurchsichtig, und die im Inneren vorgehenden Phänomene schimmern bei weitem nicht so wie früher durch. Besonders von der Bildung des Richtungsamphiasters bis zu einem ziemlich späten Furchungsstadium scheint das Ei eine ganz gleichartige Masse zu sein; während der späteren Furchungsstadien dagegen können wieder in den Furchungskugeln schon an frischen, lebenden Präparaten Kerne sowie rings um diese die radiäre Anordnung des Dotters beobachtet werden.

An dem jetzt eintretenden Stadium ist das Ei, ohne Anwendung von Reagentien betrachtet, eine ganz gleichartige Masse; es ist anscheinend eine Cytode in der Terminologie HAECKEL's oder es besteht aus Plasson, was aber, wie man durch Reagentien leicht nachweisen kann, in der Wirklichkeit nicht der Fall ist. Der Dotter zeigt jetzt gar keine Differenzirung in Exoplasma und Endoplasma, ist aber überall von den dunkeln Lecithkugeln erfüllt (vgl. Fig. 8). Die Form des Eies ist gewöhnlich kuglig; doch kann es auch anderer Gestalt, z. B. der ovalen sein; die Grösse ist ganz dieselbe wie in der vorhergehenden Entwicklungsstufe; das Wachsthum ist also vollständig abgeschlossen.

Das Reagens, welches ich in der jetzt eintretenden Periode der Entwicklung des Eies mit grösstem Erfolg benutzt habe, ist die Essigsäure (1 %). Mein Verfahren mit dieser war sehr einfach. Eine Colonie der Gonothyraea Lovéni wurde in Seewasser unter ein Deckgläschen gelegt und darauf untersucht, in wie fern Stufen der Entwicklung vorlägen, die für diese Untersuchung Bedeutung hätten; war dies der Fall, so setzte ich vorsichtig einen kleinen Tropfen Essigsäure zu, von welcher die Einwirkung also vor meinen

[1]) Von Reagentien habe ich hier nur zwei angewendet: 1 proc. Essigsäure, welche nur durch ganz kurze Zeit (5—15 Minuten) einwirken darf, und dann Osmiumsäure mit darauf folgender Färbung in Beale'schem Carmin und Auswaschen in Glycerin.

Digitized by Google

Augen vor sich gehen konnte. Praktisch ist dieses Verfahren dasselbe, welches von BÜTSCHLI[1] bei dessen Untersuchungen über ähnliche Verhältnisse angewendet worden ist: er benutzte 1—2% Essigsäure, der eine Spur von Kochsalz zugesetzt war. — Ich muss hier noch die Bemerkung machen, dass ich am Anfange beim Gebrauche von diesem Reagens wohl bei zehn misslungenen Präparaten etwa nur ein wohlgelungenes hatte, während es später ganz umgekehrt wurde; es gehört also Uebung dazu um diese Reactionen klar und deutlich hervorzubringen. Die Wirkung der Essigsäure besteht darin, dass sie die grossen undurchsichtigen und stark lichtbrechenden Lecithkugeln löst, wodurch das Protoplasma ganz hell und durchsichtig wird, und Kern oder Amphiaster deutlich hervortreten.

An einem wohlgelungenen Präparate von Eiern, an welchem das Keimbläschen kürzlich dem Anscheine nach vollständig verschwunden ist, sieht man gegen die Peripherie hin ein eigenthümliches Bild. Es besteht aus zwei hellen Höfen; rings um jeden zeigt der Dotter eine radiäre Anordnung; zwischen diesen zwei Höfen verläuft eine Anzahl feiner, ziemlich stark lichtbrechender Fäden mit mittleren Verdichtungen; diese Fäden laufen in zwei Punkten, einem in jedem der hellen Höfe, in der Nähe der Centren dieser, zusammen (Fig. 9). Oft ist das eine Strahlensystem in einen kleinen Hügel an der Oberfläche des Dotters hinausgeschoben. Dieses Bild ist offenbar der von FOL[2] sogenannte »Richtungsamphiaster« (»amphiaster de rebut«). Die Anzahl der Verbindungsfäden habe ich nicht genau ermitteln können; am nächsten schien sie mir zwölf zu sein. Die Länge der »Richtungsspindel« ist circa 0,035 mm, ihre Dicke in der Mitte circa 0,008 mm.

Das jetzt eintretende Stadium ist zugleich das letzte, welches ich von der Entwicklung des unbefruchteten Eies beobachten konnte. Es ist dies die Ausstossung des Richtungskörperchens. Oft sieht man an der Seite von Eiern, die anscheinend auf dem Cytodenstadium stehen, einen kleinen, buckelartigen Hügel hervorgeschoben, der von einer mehr hyalinen Beschaffenheit als der übrige Dotter ist.

---

[1] O. BÜTSCHLI, Studien über die ersten Entwicklungsvorgänge der Eizelle, die Zelltheilung, und die Conjugation der Infusorien. Abdr. a. d. Abhandl. der SENKENBERG. Gesellsch. X. Bd. 1876.

[2] H. FOL, Sur le commencement de l'hénogénie chez divers animaux. Arch. de zool. exp. et gen. Tom. VI. 1877. pag. 145—169.

Digitized by Google

Setzt man ein wenig Essigsäure zu, so macht das Ei ziemlich starke Contractionen, woraus erfolgt, dass der Vorgang, welcher eben darin begriffen ist sich abzuspielen, nämlich die Ausstossung des Richtungskörperchens, stark beschleunigt wird, indem der kleine buckelartige Hügel von dem übrigen Ei durch einen deutlichen, scharfen Contour geschieden wird, und in dieser Weise ein echtes Richtungskörperchen bildet. Man kann dieses Richtungskörperchen auch oft an Eiern, die in der Furchung begriffen sind, wahrnehmen; es ist ein kleines Bläschen, das im frischen Zustande ganz ausserordentlich feinkörnig, fast wasserhell erscheint, durch Essigsäurezusatz aber etwas dunkler wird; es liegt gegen das Ei gedrückt, in derselben Weise wie an Eiern von Mollusken, Hirudineen u. s. w. Sein Durchmesser ist 0,015—0,02; es ist also nicht halb so gross wie das Keimbläschen. Niemals wird mehr als ein Richtungskörperchen gebildet.

Die zu derselben Zeit wie die Ausstossung des Richtungskörperchens eintretende Bildung des Eikerns ist der Punkt der ganzen Entwicklung des unbefruchteten Eies, den ich am seltensten und am wenigsten sicher habe beobachten können. An Essigsäurepräparaten von Eiern, die eben das Richtungskörperchen ausgestossen hatten, sieht man bisweilen eine Strecke unterhalb dieses einen homogenen Fleck von etwa demselben Durchmesser wie jenes (vgl. Fig. 10); dieser kann nur als Eikern gedeutet werden. Er ist fast kuglig, hat keine scharfe Begrenzung; eine radiäre Anordnung des Dotters um ihn konnte niemals bemerkt werden. Nur ein paar Mal habe ich in ihm ein kleines, stark lichtbrechendes Korn (Nucleolus?) sehen können. Man wird sehen, dass die Volumina des Richtungskörperchens und des Eikerns zusammengenommen nicht so gross wie das des peripherisch liegenden Keimbläschens sind.

Die Hauptergebnisse der oben mitgetheilten Untersuchungen werden also kurz gefasst folgende sein:

1) Das Ei, welches aus einer einzelnen Entodermzelle hervorgegangen ist, besteht aus Dotter, der in Exoplasma und Endoplasma differenzirt ist, einem Keimbläschen und einem einzelnen Keimfleck; es entbehrt jeder Hülle oder Membran. Das Keimbläschen ist von einer Membran umgeben, von sphärischer Form, im Centrum des Eies liegend; es wird von einem nucleoplasmatischen Reticulum durchzogen, in dessen Centrum der Keimfleck liegt, welcher eine Vacuole einschliesst.

Digitized by Google

2) Das Ei wächst, und zwar wird die neue Substanz ins Endoplasma und in das Keimbläschen eingelagert, indem das Exoplasma an Mächtigkeit eher verliert als gewinnt. Das nucleoplasmatische Reticulum löst sich im Kernsaft; der Keimfleck theilt sich in mehrere Stücke.

3) Die Differenzirung des Dotters in Exoplasma und Endoplasma schwindet vollständig; das Keimbläschen wird — wahrscheinlicherweise durch amoeboide Contractionen des Dotters — gegen die Peripherie getrieben; die Keimflecke, die sich weiter getheilt haben, lösen sich im Kernsaft. Sowohl das Ei als auch das Keimbläschen sind ferner gewachsen.

4) Der Umriss des Keimbläschens wird undeutlich; seine Membran schwindet, und sein Inhalt mischt sich mit dem umgebenden Dotter. Das Wachsthum ist beendigt.

5) Der Richtungsamphiaster wird gebildet.

6) Ein Richtungskörperchen wird gebildet und ausgestossen; zu derselben Zeit bildet sich dicht unter ihm der Eikern.

Eine Wanderung des Eikerns gegen das Centrum des Eies hin habe ich niemals beobachten können; eine solche findet jedoch — nach Analogie mit anderen Formen zu schliessen — wahrscheinlich statt. Das Ei muss nach der Ausstossung des Richtungskörperchens und der Bildung des Eikerns als befruchtungsfähig angesehen werden.

Etwas als Mikropyle deutbares, habe ich niemals, weder bei Gonothyraea Lovéni noch bei Clava squamata beobachten können. Eine Mikropyle kommt bei den Hydroiden sicherlich nicht vor.

II. Vergleichende Untersuchungen und Betrachtungen.

Bisher haben nur drei Verfasser eingehende Untersuchungen über die erste Entwicklung des unbefruchteten Eies bei den Coelenteraten angestellt, nämlich P. E. Müller, N. Kleinenberg und A. Korotneff. Es wird sich gleich herausstellen, zu wie weit von einander abweichenden Resultaten alle diese drei Verfasser gekommen sind.

Die Untersuchungen von P. E. Müller[1]) betrafen einige Siphonophoren, besonders Hippopodius luteus. Die von ihm gewonnenen Hauptresultate sind folgende. Die Eier entstehen aus einer vom

[1]) P. E. Müller, Jagttagelser over nogle Siphonophorer. Diss. Kjöbenhavn. 1871. pag. 19—69.

Digitized by Google

Ectoderm gebildeten Plasmamasse; sie zeichnen sich in ihrem Anfange dadurch aus, dass sie des Kerns (Keimbläschens) entbehren; dieser wird erst später gebildet, indem um ein homogenes Centrum eine radiäre Anordnung des Dotters stattfindet; dieses homogene Centrum wächst und wird nach und nach schärfer begrenzt, während zu derselben Zeit die radiäre Anordnung des Dotters allmälig schwindet. An der vom Entoderm unbedeckt bleibenden Seite des Eies verdickt sich die den Eihaufen umgebende Haut zu einer grossen Warze, und innerhalb dieser findet man am Ei einen Eindruck, woraus hervorgeht, dass zwischen diesem und der umgebenden Haut ein linsenförmiger Raum entstanden ist; dieser ist nicht von Wasser, aber von einem eigenthümlichen Fluidum erfüllt. Eben gegen diesen Vorhof zu findet sich immer das Keimbläschen, oft so oberflächlich, dass es bisweilen fast den Anschein hat, als rage es in den Vorhof hinein. Die Warze wird später von 2—3 Canälen durchsetzt, wodurch also der Vorhof des Eies mit der Aussenwelt communicirt. Der ganze Apparat wird als eine Mikropyle gedeutet, durch welche die Spermatozoen eintreten sollen. Später soll das Keimbläschen sich auflösen, während der Keimfleck unverletzt bestehen bleiben soll. Die Befruchtung besteht nach dem Verfasser darin, dass die Spermatozoen in das Ei eintreten und in Contact mit dem Keimfleck kommen; erst im Ei erleiden sie eine Umbildung, indem sie amoeboid werden und an Grösse stark zunehmen. — Eine andere Deutung einiger Beobachtungen MÜLLER's wird weiter unten versucht werden.

Ein Jahr später als die verdienstvolle Schrift MÜLLER's erschien die gedankenreiche Arbeit von KLEINENBERG über Hydra[1]. Wie oben bemerkt wurde, hat auch dieser Verfasser eingehende Untersuchungen über die Bildung und erste Entwicklung des Eies angestellt, ist aber hierbei zu Resultaten gelangt, die von denen MÜLLER's grundverschieden sind. Auch KLEINENBERG lässt die Eier aus dem Ectoderm, aber aus einzelnen Zellen, zu dessen interstitiellem Gewebe gehörend, hervorgehen. An dem typisch entwickelten Ei hat auch er das nucleoplasmatische Reticulum beobachtet und gezeichnet; und ebenso hat er auch die Theilung und darauf folgende Auflösung des Keimflecks gründlich beschrieben. Dann lässt er die Auflösung des

[1]) N. KLEINENBERG, Hydra. Eine anatomisch-entwicklungsgeschichtliche Untersuchung. Leipzig 1872. pag. 32—42.

Digitized by Google

Keimbläschens und die Ausströmung des Inhalts desselben vor sich gehen; er meint hierbei ein einzelnes Mal ein kleines Loch in der Membran des Keimbläschens gesehen zu haben, wodurch der Inhalt ausströmen sollte. Den Richtungsamphiaster hat KLEINENBERG nicht beobachtet; dagegen konnte er constant ein kleines Bläschen aus dem Ei austreten sehen; er identificirt dieses Bläschen mit dem Richtungskörperchen der höheren Thiere; diese Deutung ist aber nach seiner Untersuchung nicht sicher begründet, weil er nicht den Richtungsamphiaster gesehen hat. Die Bildung des Eikerns hat er nicht gesehen; er lässt also das Ei vor der Befruchtung auf den Cytodenzustand niedersinken. — Man wird leicht einsehen, wie gross die Uebereinstimmung zwischen diesen und den oben dargestellten Untersuchungsergebnissen ist. Die Untersuchungen von KLEINENBERG über das unbefruchtete Hydra-Ei sind, besonders in Anbetracht der Zeit, in welcher seine Arbeit ausgeführt ist, sowie der ausserordentlich grossen Undurchsichtigkeit des Hydra-Eies von sehr hohem Werth.

Wieder zu verschiedenen Ergebnissen ist durch seine Untersuchungen über Lucernaria octoradiata KOROTNEFF [1]) gelangt. Nach diesem Verfasser nimmt das Keimbläschen gegen die Periode der Reifung des Eies eine ellipsoidale Form an, wonach es bedeutend an Grösse abnimmt und von dem Centrum gegen die Peripherie getrieben wird. Dann wird um das Ei eine Membran [2]) gebildet, die an einer Stelle unterbrochen wird, wodurch eine Mikropyle entsteht; eben innerhalb dieser soll das Keimbläschen seine (peripherische) Lage haben. Demnächst wird der Keimfleck ausgestossen (kann aber nicht als Richtungskörperchen gedeutet werden), und das Keimbläschen löst sich; doch bleibt als ein Rest desselben eine schwache Contour innerhalb der Mikropyle zurück. In einer etwas neueren Arbeit [3]) gibt derselbe Verfasser an, das Keimbläschen schwinde erst nach vorgenommener (künstlicher) Befruchtung.

---

[1]) A. KOROTNEFF, Histologie de l'Hydre et de la Lucernaire. Arch. de zool. exp. et gén. Tom. V. 1876. pag. 368—400.

[2]) An Eiern der Cyanea capillata meint auch P. HARTING (Notices zoologiques . . Niederländ. Arch. f. Zoologie. Bd. II. Heft 3. 1874—1875 p. 1—24, Taf. I) eine Membran am Eierstocksei gefunden zu haben. Eine solche findet sich nach meinen Untersuchungen gewiss nicht an den Eiern der Aurelia aurita.

[3]) KOROTNEFF, Versuch einer vergl. Anat. der Coelenteraten. I. Nachrichten d. kais. Gesellsch. d. Freunde d. Naturerkenntn., Anthrop. u. Ethnogr. a. d. Moskauer Univ. Bd. XVIII. Heft 3. 1876. (Russisch). Mir leider nur aus dem Berichte von HOYER bekannt (vgl. HOFMANN u. SCHWALBE, Jahresberichte. Bd. V. 1878. pag. 487—489).

Digitized by Google

Die Angaben KOROTNEFF's stehen, wie man einsehen kann, zum grössten Theile in einem scharfen Gegensatze zu den Ergebnissen, zu welchen ich für die von mir untersuchten Formen gelangt bin. Trotz mehrmaligem Nachsuchen bei Hellebäk, wo die Lucernaria vorkommt, habe ich mir dieselbe nicht lebend verschaffen können, und an Spiritusexemplaren, die mir vom Kopenhagener Museum durch die Güte des Herrn Dr. LÜTKEN überlassen wurden, konnte nichts über diese Verhältnisse ermittelt werden. — Jedenfalls sind die Angaben KOROTNEFF's grösstentheils so unwahrscheinlich, dass man denselben sehr genau nachzugehen genöthigt werden wird[1]. — Eine Kritik der Reflexionen KOROTNEFF's über den Ursprung der Generationsproducte findet sich in einer früheren Arbeit von mir[2].

Bezüglich der Structur des Dotters muss ich mich ganz an die Auffassung von FOL[3] anschliessen. Dieser Verfasser scheidet scharf zwischen »vitellus de formation« (Bildungsdotter) und »vitellus de nutrition« (Nahrungsdotter), welchen letzteren er »protolécithe« nennt. Ersterer ist eine sehr feinkörnige Substanz, in welcher die dunkeln »Lecithkugeln« vertheilt sind. Besonders instructiv bezüglich der Auffassung dieser Structur ist die Behandlung mit Essigsäure, indem durch dieses Reagens die Lecithkugeln gelöst werden, wodurch das im frischen Zustande von diesen verdeckte Protoplasma (»vitellus de formation«) deutlich hervortritt.

Das nucleoplasmatische Reticulum scheint ganz allgemein verbreitet im Keimbläschen der Eier der verschiedensten Thiergruppen vorzukommen. Es ist von ED. VAN BENEDEN bei den Mammalien[4] und bei Asteracanthion rubens[5] beobachtet, ferner von O.

---

[1] In neuester Zeit hat auch O. HERTWIG (Weitere Beiträge zur Kenntniss der Bildung, Befruchtung und Theilung des thierischen Eies. Diese Zeitschrift Bd. III. 1877. pag. 271—279) Untersuchungen über das unbefruchtete Ei bei einigen Medusen und Ctenophoren angestellt; seine ganze Mittheilung hierüber nimmt aber nur ½ Seite ein und beschränkt sich darauf das Vorkommen der Richtungskörperchen (ohne genauere Angaben) bei diesen Formen zu constatiren.

[2] R. S. BERGH, Nogle Bidrag til de athecate Hydroiders Histologi. Vidensk. Medd. fra Naturhist. Forening i Kjöbenhavn. 1877—1878. p. 186—189.

[3] H. FOL, Etudes sur le développement des mollusques. II. Hétéropodes. Arch. de zool. exp. et gén. Tom. V. 1876. pag. 110.

[4] ED. VAN BENEDEN, La maturation de l'oeuf, la fécondation, et les premières phases du développement embryonnaire des Mammifères. Bulletins de l'acad. de Belgique. 2. Sér. Tom. XL. 1875. pag. 686.

[5] ED. VAN BENEDEN, Contributions à l'histoire de la vésicule germinative

Digitized by Google

HERTWIG bei Toxopneustes lividus, bei der Maus[1]) und bei einigen Batrachiern (Rana esculenta und temporaria[2]), von TRINCHESE bei Aeolidiaden (Facelina Drummondii)[3]), von KLEINENBERG bei Hydra, endlich von mir selbst ausser bei Gonothyraea Lovéni ferner bei Clava squamata, bei Aurelia aurita, bei Psammechinus miliaris, bei Toxopneustes dröbachiensis, bei Echinocardium cordatum, bei Aphrodite aculeata, endlich bei einigen Ascidien (Phallusia parallelogramma, Ph. canina, Cynthia aggregata). Wie man sieht, ist die Existenz desselben bei Coelenteraten, bei Echinodermen, bei Anneliden, bei Tunicaten, bei Mollusken und bei Vertebraten, also in den meisten grösseren Abtheilungen der Metazoen nachgewiesen worden.

Die Theilung und das darauf folgende völlige Verschwinden des Keimflecks ist nur wenige Male in seinem Detail geschildert worden, nämlich von KLEINENBERG bei Hydra, von ED. VAN BENEDEN bei Asteracanthion und von O. HERTWIG bei Batrachiern. Dagegen kam der letztgenannte Verfasser in seinen ersten Mittheilungen über Toxopneustes lividus zu dem fehlerhaften Resultate, es solle sich der Keimfleck nicht lösen, sondern bestehen bleiben, aus dem sich lösenden Keimbläschen herauswandern und zum Eikern werden. Es war dies fast ganz dasselbe Resultat, zu welchem auch früher P. E. MÜLLER bei seinen Untersuchungen über Siphonophoren gekommen war. Dass diese zwei Verfasser zu diesen Schlüssen geführt wurden, liegt hauptsächlich darin, dass ihre Untersuchungsobjecte bezüglich der Beobachtung der Theilung und Auflösung des Keimflecks sehr wenig instructiv sind, indem sich dieser Vorgang bei den Echiniden und Siphonophoren sehr schnell abspielt. — Wegen der entgegengesetzten Angaben, die man über den eben erwähnten Vorgang bei den verschiedenen Verfassern findet, wurde es mir also nothwendig meine Untersuchungen hierüber auch auf andere Formen zu erweitern. Die Ergebnisse dieser Unter-

---

et du premier noyau embryonnaire. Bull. de l'acad. de Belgique. 2. Sér. Tom. XLI. 1876. pag. 38—85.

[1]) O. HERTWIG, Beitr. z. Kenntn. d. Bild., Befrucht. u. Theil. des thier. Eies. Diese Zeitschr. Bd. I. 1876. pag. 351—352. Taf. X, Fig. 1, Taf. XI, Fig. 9.

[2]) O. HERTWIG, Beitr. z. Kenntn. d. Bild., Befrucht. u. Theil. des thier. Eies. II. Diese Zeitschr. Bd. III. 1877. pag. 38. Taf. IV, Fig. 1.

[3]) S. TRINCHESE, Note zoologiche. Estratto del rendiconto dell Accad. d. Scienze dell Ist. di Bologna. Sessione d. 17. Maggio 1877. pag. 12 des Sep.-Abdr. Fig. 1—3.

Digitized by Google

suchungen werde ich jetzt in der möglichst grössten Kürze darstellen, wonächst dieselben sowohl wie auch die in der Literatur vorliegenden Beobachtungen einer vergleichenden Betrachtung unterworfen werden sollen.

Bei Clava squamata (einer athecaten Hydroide) verläuft der Entwicklungsgang ganz ebenso wie bei Gonothyraea Lovéni (welche zu der Ordnung der Thecaphora gehört); die Vorgänge sind aber bei jener etwas schwieriger zu beobachten als bei dieser, weil die Eier jener weit mehr dunkelkörnig und undurchsichtig sind. Dass die Entwicklung auch bei Hydra in ihrem Detail in ganz derselben Weise vor sich geht, scheint nach KLEINENBERG (siehe oben) sicher zu sein. Bei allen diesen Formen nimmt also die Theilung und Auflösung des Keimflecks eine geraume Zeit in Anspruch; dieselbe geht, während die Lage des Keimbläschens noch central ist, vor sich.

Bei Aurelia aurita verlaufen die einzelnen Abschnitte der Entwicklung in einer etwas abweichenden Reihenfolge. Hier beginnt nämlich die Auflösung des Keimflecks nicht, während das Keimbläschen noch seine centrale Lage im Ei hat; in Eiern mit peripherischem Keimbläschen kann man gewöhnlich noch den ungetheilten, wohlentwickelten Keimfleck sehen. Ein solches Keimbläschen mit dem umgebenden Dotter ist in Fig. 22 dargestellt. Nur sehr selten habe ich ungeachtet der Durchmusterung einer sehr grossen Anzahl von Eiern nur Kernsaft enthaltende Keimbläschen gefunden; Theilungsstadien des Keimflecks habe ich bei dieser Form niemals gesehen. Ich glaube daher mit einer gewissen Berechtigung annehmen zu dürfen, dass die Auflösung des Keimflecks hier sehr schnell vor sich geht. Möglicherweise wird dann die bei den Hydroiden der Auflösung vorausgehende Theilung bei Aurelia aurita vollständig übersprungen. Ganz dieselben Verhältnisse wie bei den Medusen finden sich wahrscheinlich bei den Siphonophoren. Die oben referirten Beobachtungen von P. E. MÜLLER lassen sehr gut diese Deutung zu.

Bei den Echiniden geht die Entwicklung fast ganz in derselben Weise wie bei den Medusen und Siphonophoren vor sich. Meine Untersuchungen sind hier über Psammechinus miliaris und über Echinocardium cordatum (eine Spatangide), zwei Arten, die bei Hellebäk sehr gemein vorkommen, angestellt. Das Keimbläschen mit seinem nucleoplasmatischen Reticulum und seinem einzelnen ungetheilten Keimflecke wird aus dem Centrum des Eies gegen die

Digitized by Google

Peripherie hin getrieben; erst wenn seine Lage ganz peripherisch geworden ist, beginnen die Veränderungen in seinem Inneren sich abzuspielen (vgl. Fig. 23—23). Hierbei ist noch zu bemerken, dass bei diesen Formen das nucleoplasmatische Reticulum einige Zeit bestehen bleibt, nachdem der Keimfleck schon angefangen hat sich zu theilen. Nach der Auflösung der Keimflecke aber findet man niemals eine Spur vom Nucleoplasma. Uebrigens geht wahrscheinlich auch bei den Echiniden die Theilung und Auflösung des Keimflecks sehr schnell vor sich; nur selten fand ich Eier, welche die in den Fig. 24—25 dargestellten Verhältnisse zeigten, obgleich ich von den beiden genannten Arten eine sehr grosse Anzahl von Eiern untersuchte. Sehr selten fand ich auch Eier, in welchen es schien, als ob die Membran des Keimbläschens in Auflösung begriffen wäre, während der Keimfleck noch ganz unverletzt bestand. Dieser Umstand scheint mir darauf zu deuten, dass auch innerhalb derselben Art individuelle Schwankungen vorkommen. — Von einer Differenzirung des Dotters in eine äussere, mittlere und innere Schicht, wie dies SELENKA [1]) bei Toxopneustes variegatus beschrieben hat, habe ich bei den von mir untersuchten Formen keine Spur zu sehen vermocht.

Bei Aphrodite aculeata, welche Art (obgleich nicht besonders häufig) bei Hellebäk vorkommt, enthält das Keimbläschen, auch nachdem es eine peripherische Lage erhalten hat, nur einen einzelnen, ungetheilten Keimfleck, während man hier nur sehr selten mehrere solcher findet. Solche Anneliden schliessen sich also nach diesen Beobachtungen am nächsten an die Echiniden und Medusen an. Uebrigens kann ich mich bezüglich der letztgenannten Form nicht mit dem Grade von Sicherheit aussprechen wie bezüglich der anderen von mir untersuchten Formen; mein Material von Aphrodite war nämlich nicht so reich wie es von den anderen Thieren war.

Bei den Ascidien scheint das Verhältniss nach meinen hauptsächlich an den Eiern von Phallusia parallelogramma angestellten Untersuchungen etwa dasselbe zu sein wie bei den Echiniden, den Medusen und den Anneliden. In Keimbläschen, welche noch ihre centrale Lage besitzen, trifft man nur ungetheilte, ganze Keimflecke. In Keimbläschen, die schon in die Peripherie getrieben worden sind,

---

[1]) E SELENKA, Zoologische Studien. I. Befruchtung des Eies von Toxopneustes variegatus. 1878. pag. 1—3. Taf. I, Fig. 1—4.

Digitized by Google

findet man entweder eben dasselbe oder gar keinen Keimfleck. Bei Phallusia parallelogramma habe ich niemals, trotz Durchmusterung einer grossen Anzahl von Eiern, in einem Keimbläschen mehr als einen Keimfleck gefunden, bei Phall. canina nur ein einziges Mal zwei. Durch Behandlung mit Osmiumsäure und Beale'schem Carmin gelang es mir indessen bei Phall. parall. Stadien anzutreffen, welche mich vermuthen lassen, der Keimfleck löse sich hier ohne sich vorher zu theilen; also würde hier eine abgekürzte Entwicklung vorliegen. Ich habe nämlich unter Eiern, die im Keimbläschen einen scharf begrenzten, durch die Osmium-Carminbehandlung rubinroth gefärbten Keimfleck zeigten, auch solche gefunden, welche statt dessen eine sehr feinkörnige, bisweilen rubinroth, bisweilen weniger intensiv rothgefärbte Masse enthielten, die nicht scharf contourirt war, aber von derselben Grösse wie der Keimfleck. Falls diese Deutung, es schwinde der Keimfleck ohne sich vorher zu theilen, richtig ist, beginnt die Auflösung desselben mit dem Schwinden der Vacuolen in seinem Innern.

Nach Ed. van Beneden verhalten sich die Asteriden ziemlich verschieden von den Echiniden. Sie schliessen sich darin an die Hydroiden an, dass die Theilung und Auflösung des Keimflecks eine geraume Zeit in Anspruch nimmt, während sie sich darin von ihnen entfernen, dass diese Vorgänge sich erst abspielen, wenn die Lage des Keimbläschens eine peripherische geworden ist.

Bei den Hirudineen ist das Verhältniss nach den in dieser Beziehung übereinstimmenden Untersuchungen von Bütschli und von O. Hertwig ein von den bei den sämmtlichen im Vorhergehenden erwähnten Formen verschiedenes. Sowohl die Theilung und Auflösung des Keimflecks wie auch die ganze Umbildung des Keimbläschens in die Richtungsamphiaster geht im Centrum des Eies vor sich; erst der Amphiaster wird gegen die Peripherie hin getrieben. Dasselbe Verhältniss findet sich nach den Beobachtungen von Bütschli bei Mollusken.

Bei den Batrachiern werden nach O. Hertwig schon die central liegenden Keimbläschen polynucleolär; bei den Mammalien soll nach den Angaben von Ed. van Beneden der Keimfleck sich nicht theilen, aber als das eine Richtungskörperchen aus dem Ei hinaustreten, während das andere von der nucleoplasmatischen Substanz gebildet wird. Die Angaben van Beneden's sind auf diesem Punkte wahrscheinlich nicht richtig; wahrscheinlich verhalten sich die Mammalien ebenso wie die Echiniden und die Siphonophoren, bei

Digitized by Google

welchen Formen auch wegen der Ungünstigkeit des Objectes bezüglich der Beobachtung der Theilung und Auflösung des Keimflecks dieselben Verhältnisse missdeutet worden sind.

Aus der folgenden Uebersicht wird man sehen, wie vielen Modificationen das Ei in seiner ersten Entwicklung innerhalb der verschiedenen Phylen unterworfen ist.

I. Formen mit Eiern, in welchen die Umbildung des Keimbläschens bis zu der Bildung des Richtungsamphiasters (incl.) im Centrum des Eies vor sich geht.

Hirudineen, Mollusken.

II. Formen, bei welchen die Theilung und Auflösung des Keimflecks im Centrum des Eies vor sich geht, wo aber das Keimbläschen dann gegen die Peripherie getrieben wird und sich erst da in den Richtungsamphiaster umbildet.

Hydroiden, Batrachier.

III. Formen, bei welchen die Theilung und Auflösung des Keimflecks an der Peripherie vor sich geht, aber eine geraume Zeit dauert.

Asteriden.

IV. Formen, bei welchen die Theilung und Auflösung des Keimflecks an der Peripherie vor sich geht und sehr schnell verläuft.

Echiniden, Medusen, Siphonophoren, Anneliden, Lucernarien (?), Mammalien (?).

V. Formen, bei welchen die Theilung des Keimflecks übersprungen wird, wo er sich also in toto löst.

Ascidien (?).

Betrachten wir diese Verhältnisse von dem Gesichtspunkte der Darwin'schen Theorie, so werden wir mit völliger Berechtigung behaupten können, dass das thierische Ei eine sehr anpassungsfähige morphologische Individualität ist, welche in ihrer ersten Entwicklung innerhalb der verschiedenen Phylen bedeutenden Heterochronien und Heterotopien unterworfen ist. Die meisten neueren Naturforscher, welche sich mit diesen Verhältnissen beschäftigten, hatten nur ihren Blick auf die Einheit gerichtet: aber es wird sicherlich nicht unwesentlich sein, das Auge auch für die keineswegs unbeträchtlichen, innerhalb der verschiedenen Phylen bestehenden Verschiedenheiten zu öffnen, und dieselben in Zusammenhang zu bringen suchen.

Um eine Erklärung dieses Abschnittes der Entwicklung des Eies zu finden, brauchen wir gar keine besondere Lebenskraft zu Hülfe zu

Digitized by Google

nehmen; wir können uns das Ganze am leichtesten als einen sehr einfachen physikalisch-chemischen Vorgang vorstellen. Es wurde oben erwähnt, dass das Keimbläschen wächst, dass also neue Substanz in dasselbe eingelagert wird. Hierdurch wird wahrscheinlich die chemische Formel des Kernsaftes geändert: dieser bildet jetzt ein Lösungsmittel für die nucleoplasmatische Substanz. Indem aber diese gelöst wird, ist die Verbindung offenbar wieder eine andere geworden, welche jetzt im Stande ist die Keimflecke (oder den Keimfleck) zu lösen.

Ed. van Beneden [1]) meint aus den Beobachtungen von Kleinenberg sowie aus seinen eigenen den Schluss ziehen zu können, dass die Auflösung des Keimbläschens daraus erfolgt, dass seine Membran durchbrochen oder zerrissen wird; er hat nämlich in derselben öfters ein kleines Loch oder einen Riss gesehen zu haben geglaubt. Dass in dieser Weise die Membran an einer zufälligen Stelle zerrissen werde, erscheint nicht sehr wahrscheinlich; denn: wodurch sollte Solches hervorgebracht werden? Meine Beobachtungen haben mir niemals etwas Aehnliches gezeigt; dagegen besitzt die Membran häufig Falten und Unregelmässigkeiten an ihrer ganzen Oberfläche. Ich glaube daher annehmen zu können, dass die ganze Membran chemisch aufgelöst wird.

Das Verschwinden des Keimbläschens ist schon in früherer Zeit vielmals beobachtet worden; in das feinere Detail, welches bei diesem Vorgang sowie bei der darauf folgenden Ausstossung des Richtungskörperchens obwaltet, hat erst Bütschli [2]) einen Einblick gewonnen. Dieser Verfasser stellte seine Untersuchungen an Hirudineen, Mollusken und Nematoden an; er war der Ansicht, dass der ganze Amphiaster — das ganze umgebildete Keimbläschen — als Richtungskörperchen aus dem Ei ausgestossen werde, ein Irrthum, welcher bald durch die darauf folgenden in diesem Punkte völlig übereinstimmenden Untersuchungen von O. Hertwig, Fol und Selenka berichtigt ward.

Der Naturforscher, der bezüglich unserer Kenntnisse der ersten Entwicklung des unbefruchteten Eies am meisten epochemachend wirkte, ist Oscar Hertwig, welcher zuerst zwischen den zwei grundverschiedenen morphologischen Begriffen des Keimbläschens und des Eikerns scharf sonderte, und darauf hinwies, dass die starke

---

[1]) Ed. van Beneden, Bull. de l'acad. de Belgique. 2. Sér. Tom. XL. 1876. pag. 73—74.

[2]) O. Bütschli, l. c.

Digitized by Google

Differenz, welche sich in den Angaben vieler früheren Autoren in diesem Punkte findet, zum grössten Theile sich darin begründete, dass diese Begriffe immer verwechselt worden sind. Doch war es erst in seiner zweiten und dritten Mittheilung, dass O. HERTWIG, fast zu derselben Zeit wie FOL und unabhängig von ihm, zu völliger Klarheit über die Auflösung des Keimbläschens, die Ausstossung des Richtungskörperchens und die Bildung des Eikerns gelangte.

HERTWIG, welcher früher die Richtungskörperchen als nicht allgemein im Thierreiche verbreitet betrachtet hatte, wies sie jetzt bei so vielen Formen nach, dass er zur entgegengesetzten Annahme gedrängt wurde. Unter den Coelenteraten untersuchte er indessen nur einige Medusen und Ctenophoren in dieser Beziehung, und gibt an ihre Bildung im Specielleren nicht beobachtet zu haben[1]). Bei den Hydroiden hat früher nur KLEINENBERG Richtungskörperchen (bei Hydra) wahrgenommen; die Untersuchungen dieses Verfassers sind aber in diesem Punkte ziemlich oberflächlich; er hat die Bildung in ihrem Detail gar nicht gesehen, weder den Amphiaster noch dessen Spaltung in das Richtungskörperchen und den Eikern. Durch die oben mitgetheilten Untersuchungen ist indessen gezeigt worden, dass auch hier ein Richtungskörperchen und ein Eikern aus einem Amphiaster, welcher sich bei der Auflösung des Keimbläschens bildet, hervorgehe. Es bleiben nur noch die Spongien und die Arthropoden übrig als Thiere, bei welchen man noch keine ähnliche Verhältnisse aufgefunden hat.

Bezüglich der morphologischen Deutung der Bildung der Richtungskörperchen muss ich mich vollständig an O. HERTWIG anschliessen, welcher dieselben als durch Zellknospung entstanden auffasst, indem der ganze Vorgang ganz ebenso wie Zelltheilung im Allgemeinen verläuft, nur mit dem Unterschiede, dass hier die eine Zelle verschwindend klein ist im Verhältniss zur anderen. — Bezüglich des Werthes der Richtungskörperchen in physiologischer Beziehung muss dagegen gesagt werden, dass wir hierüber gar nichts wissen, obgleich verschiedene Hypothesen aufgestellt worden sind. Während so SEMPER[2]) und SELENKA[3]) dieselben als Excretionspro-

[1]) Schon früher hatte FOL (Die erste Entwicklung des Geryonideneies. Jenaische Zeitschr. Bd. VII. 1873. pag. 471—492) bei Geryonia Richtungskörperchen nachgewiesen.

[2]) C. SEMPER, Ueb. die Entstehung der geschichteten Cellulose-Epidermis der Ascidien. Arbeiten aus dem zool.-zoot. Inst. in Würzburg. Bd. II. Heft 1. 1874. pag. 12.

[3]) E. SELENKA, Eibildung und Larvenbildung von Phascolosoma elongatum. Z. f. w. Z. Bd. XXV. 1875. pag. 444.

Digitized by Google

ducte (»Koth der Eizelle«) betrachten, ist RABL[1]) der Meinung, es seien dieselben nur Schutzorgane, durch Anpassung an die inaequale Dotterfurchung erworben. Wie grundfalsch diese letztere Hypothese ist, wird daraus einleuchten, wenn man sich erinnert, dass Richtungskörperchen auch allgemein verbreitet sind an Eiern, die eine vollständig »primordiale« Furchung durchlaufen. — Endlich betrachtet in neuester Zeit v. IHERING[2]) dieselben als »ein Mittel, durch welches die Masse des weiblichen Kernmateriales verringert, und ihr allzu bedeutendes Ueberwiegen dem männlichen Vorkerne gegenüber verhindert wird«.

Nach allen gründlichen neueren Beobachtungen scheint es jetzt ausgemacht zu sein, dass das Ei auf keiner Entwicklungsstufe vollständig kernlos ist, indem der ursprüngliche Kern, das Keimbläschen, sich in einen Amphiaster umbildet, welcher sich in das Richtungskörperchen (oder die Richtungskörperchen) und den Eikern spaltet. Die Hypothese HAECKEL's[3]) über den Rückschlag der Eizelle in den Cytodenzustand[4]) muss also zugleich mit den aus

---

[1]) CARL RABL, Ueb. die Entwicklungsgeschichte der Malermuschel. Jenaische Zeitschr. Bd. X. 1876. pag. 30 des Sep.-Abdr.

[2]) H. VON IHERING, Befruchtung und Furchung des thierischen Eies und Zelltheilung nach dem gegenwärtigen Stand der Wissenschaft. Vorträge für Thierärzte I. Serie. Heft 4. 1878. pag. 35–37.

[3]) Vgl. z. B. E. HAECKEL, Studien zur Gastraea-Theorie. 1877. II. Die Gastrula und die Eifurchung der Thiere. pag. 137—142.

[4]) In neuester Zeit haben O. BÜTSCHLI (l. c. p. 196—197) und H. v. IHERING (l. c. pag. 40—43) den Versuch gemacht, die sogenannte Plastiden-Theorie HAECKEL's zu stürzen und den Unterschied zwischen den Begriffen der Cytode und Zelle auszuwischen. Als Gründe hierfür werden angeführt 1) die Kernverhältnisse der Protozoen und 2) die Verhältnisse im befruchteten Ei. Was den zweiten Punkt betrifft, wird die Kernsubstanz zum Spermakern von dem Protoplasma geliefert; es kann also kein durchgreifender Unterschied zwischen Kernsubstanz und Protoplasma sein. Aber wissen wir wirklich dieses mit Sicherheit, dass die Substanz des Spermakerns von dem Protoplasma geliefert wird? Keineswegs! Während der Bildung des Richtungskörperchens und des Eikerns mischt sich der Inhalt des Keimbläschens, welcher — das wird Niemand läugnen können — aus echter Kernsubstanz besteht, mit dem Protoplasma; und wenn man nach der Grösse des Eikerns und des Richtungskörperchens — welches ja sogar auch Protoplasma enthält — im Verhältniss zu der des Keimbläschens schliessen will, ist ein Theil der Substanz desselben im Protoplasma zurückgeblieben; vielleicht sammelt sich dieser Theil wieder um den Spermatozoenkopf an als Spermakern. — Was den anderen Punkt, die Kernverhältnisse der Protozoen, betrifft, so wird das dabei vergessen, worauf ED. VAN BENEDEN (Recherches sur les Dicyémides. Bull. de l'acad. de Belgique. 2. Sér. Tom.

Digitized by Google

ihr gezogenen Consequenzen, wie bestechend sie auch scheinen kann, wegfallen. Ich mache diese Bemerkung hier, weil es noch nach dem Erscheinen der erwähnten neueren Arbeiten Verfasser gibt, welche diese Theorie ferner aufrecht zu halten versucht haben, so z. B. Ed. van Beneden und Paul Mayer[1]). Dass der erste dieser Verfasser zu diesem Resultate gelangt ist, ist gar nicht zu verwundern; er macht selbst die Bemerkung, dass er über die inneren Vorgänge bei der Bildung der Richtungskörperchen keine Untersuchungen angestellt hat (und also auch nicht über die Bildung des Eikerns). Dass auch P. Mayer zu diesem Standpunkte gekommen ist, kommt wahrscheinlich daher, dass seine Untersuchungsobjecte Decapodeneier waren, welche für die Untersuchung dieser Vorgänge gewiss sehr ungeeignet sind.

Bemerkungen über die Befruchtung.

Den Befruchtungsact habe ich bei Gonothyraea Lovéni niemals direct beobachten können. Dies ist auch kein Wunder, weil die Eier, wie oben bemerkt wurde, so schwierig isolirbar sind, und die feineren, bei der Befruchtung stattfindenden Vorgänge nur sehr schwer durch die Wände der Gonozooide hindurch beobachtet werden können.

Bis vor vier Jahren, wird man wohl sagen können, war eigentlich fast gar nichts über die Befruchtung bekannt. Dann erschien im Laufe weniger Jahre eine Reihe schöner Arbeiten, besonders von L. Auerbach, E. Strasburger[2]), O. Hertwig, O. Bütschli, H.

XLI—XLII. 1876. p. 81—83 des Sep.-Abdr.) treffend aufmerksam gemacht und welches er eingehend begründet hat; dass nämlich zwischen Theilung und Fragmentation der Kerne scharf zu unterscheiden sei; wenn es sogenannte »mehrkernige Protozoen« sowie »mehrkernige Zellen« gibt, rührt dies daher, dass der Kern in diesen sich fragmentirt hat, d. h. in mehrere Stücke zerfallen ist; ob aber der Kern ganz oder fragmentirt (aber nicht getheilt) ist, hat gewiss keine grössere morphologische Bedeutung. Uebrigens wird die ganze Discussion über diese Fragen, so lange wir gar nichts über die chemischen Formeln des Protoplasma und der Kernsubstanz wissen und ebensowenig über die elementären chemischen Processe, die sich hier abspielen, ein futiles Streiten sein.

[1]) P. Mayer, Zur Entwicklungsgeschichte der Decapoden. Jenaische Zeitschr. Bd. XI. 1877. pag. 188—269. Taf. XIII—XV.

[2]) E. Strasburger, Ueber Zellbildung und Zelltheilung. 1875. pag. 175 bis 198. Taf. VII.

Digitized by Google

Fol, Ed. van Beneden, E. Calberla[1]) und E. Selenka, welche allmälig unsere Kenntnisse ausserordentlich erweiterten. Aus diesen Untersuchungen ergab sich, dass das Spermatozoon in das Ei eindringt, dass demnächst der Spermakern sich um dessen Reste bildet und dass dieser Spermakern gegen den Eikern (in der Nähe des Centrums des Eies) hinwandert um mit ihm zum Furchungskern zu verschmelzen. Diese Verhältnisse habe ich selbst in allem Wesentlichen durch Untersuchungen an Psammechinus miliaris bestätigen können[2]).

Meine einzigen positiven Beobachtungen über Gonothyraea Lovéni, welche übrigens den für andere Formen gewonnenen Ergebnissen entsprechen, sind folgende: Einmal sah ich in einem einzigen Ei durch Zusatz von Essigsäure zwei helle Flecke, von welchen der eine von einem Strahlensystem umgeben war. Sie lagen einander benachbart dem Centrum des Eies ziemlich nahe, standen aber mit einander in gar keiner Verbindung; es konnte also weder ein Richtungs- noch ein Furchungsamphiaster sein. Die einzige Weise, in welcher sich diese zwei Flecke deuten lassen, ist als Ei- und Spermakern. — Dann sah ich (auch nur ein einziges Mal) in einem Ei sechs Strahlensysteme, die auch in keiner Verbindung mit einander standen. Dieses Ei ist wahrscheinlich überreif gewesen, und es sind dann fünf Spermatozoen eingedrungen. Hierauf deutet auch der Umstand, dass die peripherisch liegenden (also wahrscheinlich jüngst gebildeten) Strahlensysteme weniger mächtig waren wie die nahe dem Centrum liegenden. Die bei Gonothyraea sehr häufig vorkommenden Furchungs-Anomalien dürften vielleicht

---

[1]) E. Calberla, der Befruchtungsvorgang beim Ei von Petromyzon Planeri. Z. f. w. Z. Bd. XXX. Heft 3. 1877.

[2]) Selenka lässt aus dem Spermatozoon (bei den Echiniden) nur den sogenannten Hals bestehen bleiben und den Spermakern bilden, und v. Ihering scheint (l. c. p. 25) dieser Beobachtung eine generellere Bedeutung beizulegen. Dass sie doch keine so grosse Bedeutung haben kann, leuchtet wohl ein, wenn wir bedenken, dass solche Zoospermien wie die der Echiniden (aus Kopf, Hals und Schwanz bestehend) gar nicht überall vorkommen. Die Zoospermien von Hydra z. B. haben nach den auf diesem Punkte ganz übereinstimmenden Beobachtungen von Kleinenberg (l. c. pag. 31, Taf. I, Fig. 14 *e*) und von mir (l. c. pag. 192, Taf. III, Fig. 8) gar keinen Halstheil; dieselben bestehen hier nur aus Kopf und Schwanz, und ebenso verhalten sie sich bei Gonothyraea Lovéni. Doch ist ihre Form bei der letzteren Art etwas verschieden von der der Hydra-Zoospermien; der Kopf ist nämlich an der Mitte etwas eingeschnürt (vgl. Fig. 21). Bei diesen Formen kann also der Spermakern unmöglich aus dem Halstheil des Spermatozoons hervorgehen, weil sich kein solcher hier findet.

Digitized by Google

daher stammen, dass die Eier oft eine längere Zeit in den Gonozooiden liegen, überreif werden und von mehren Spermatozoen befruchtet werden. — Ein Verhältniss, welches an dieser Stelle noch Erwähnung verdient, ist es, dass ich weder an unbefruchteten noch an befruchteten Eiern der Gonothyraea Lovéni jemals eine Membran angetroffen habe. Hier ist eine Abweichung von den Resultaten FOL's und SELENKA's über Asteriden und Echiniden. Die Hydroideneier sind auf jeder Stufe der Entwicklung membranlos; sie besitzen auch niemals eine Gallerthülle. Vielleicht liegt hier ein Anpassungsverhältniss vor, indem die Eier der Hydroiden, welche bis zu einem sehr weit vorgeschrittenen Punkt der Entwicklung in dem Mutterthiere liegen bleiben und in den Gonozooiden ziemlich gut gegen Gefahr geschützt sind, keiner Membran bedürfen, während dagegen z. B. Eier von Asteriden und Echiniden, welche frei im Meere gelegt werden und also mehr der Gefahr ausgesetzt sind, sich nach der Befruchtung mit einer Membran umgeben. Untersuchungen über eine grössere Anzahl von Formen haben hier zu entscheiden.

Nur sehr wenige Beobachtungen sind bisher innerhalb des Phylum der Coelenteraten über die Befruchtung angestellt worden. Wir haben hier nur der Untersuchungen von A. KOROTNEFF und P. E. MÜLLER Erwähnung zu thun. KOROTNEFF meint, wie oben referirt wurde, das Keimbläschen schwinde bei Lucernaria erst nach der Befruchtung; diese Angabe ist aber so unwahrscheinlich, dass man, wenn man sie auch nicht durch directe Beobachtung an derselben Form widerlegen kann, sie doch gar nicht zu berücksichtigen braucht. Viel wichtiger sind sicherlich die Beobachtungen P. E. MÜLLER's über Siphonophoren, dessen Hauptergebnisse oben erwähnt wurden.

Schon oben wurden die schönen Untersuchungen ED. VAN BENEDEN's über den Ursprung der Geschlechtsstoffe aus verschiedenen Keimblättern erwähnt. Auf denselben fussend stellt dieser Verfasser eine Theorie der Befruchtung auf, welche darin bestehen soll, dass die Elemente des Ectoderms und die des Entoderms für einen Augenblick gemischt werden um sich gleich wieder zu trennen. Die Keimblätter sollten also in sexueller Beziehung differenzirt sein, das Ectoderm sollte männlicher, das Entoderm weiblicher Natur sein. Dieser Versuch, welchem sich auch GIARD [1]) angeschlossen hat, muss

[1]) A. GIARD, L'oeuf et les débuts de l'évolution. Bulletin scientifique du département du Nord. 1876. No. 12. pag. 252.

Digitized by Google

gewiss als sehr gewagt bezeichnet werden. Durch Annahme dieser Theorie schliessen wir nämlich die ausserordentlich wahrscheinliche Homologie mit den entsprechenden Vorgängen im Pflanzenreiche aus. STRASBURGER hat in neuester Zeit[1]) für die grösseren Hauptabtheilungen des Pflanzenreichs gezeigt, dass es dieselben Vorgänge sind, welche sich bei der Befruchtung hier und im Thierreich abspielen. Die Aufnahme befruchtender Substanz in das Ei, (das »Keimbläschen« der Botaniker), die Absonderung einer Membran, die Bildung des Spermakerns und dessen Copulation mit dem Eikern, alles dieses hat er im Pflanzenreiche, wie es scheint, mit der grössten Sicherheit nachgewiesen. Im Pflanzenreiche finden sich aber bekanntlich keine Organe, welche mit den Keimblättern im Thierreiche sich homologisiren lassen. Lässt man also das Wesen der Befruchtung im Thierreiche darin bestehen, dass die Elemente der Keimblätter sich mischen, dann erhält die Befruchtung hier eine ganz andere Bedeutung als im Pflanzenreiche; dies ist aber ganz unwahrscheinlich, weil es fast ganz dieselben Vorgänge sind, welche in den beiden Reichen auftreten. Eher wird man mit O. HERTWIG die Bedeutung der Befruchtung in ganz elementären physikalisch-chemischen Vorgängen zu suchen haben.

Den Furchungskern in dem Zustande, wie er kurz nach seiner Bildung (durch Copulation von Ei- und Spermakern), also vor seiner Streckung und Annahme der Spindelform, erscheint, habe ich bei der Gonothyraea mit Sicherheit niemals sehen können.

Zweiter Abschnitt.

Das befruchtete Ei.

I. Beobachtungen über den Furchungsprocess[2]).

Was den Furchungsprocess im Allgemeinen betrifft, so verläuft er (ganz wie bei sämmtlichen anderen Hydrozoen) in der Weise, dass die einzelne Eizelle sich erst in zwei theilt; aus diesen entstehen vier, aus diesen 8, dann 16, 32. Weiter als bis zu 32 ist es mir

[1]) E. STRASBURGER, Ueber Befruchtung und Zelltheilung. Jenaische Zeitschrift. Bd. XI. 1877. pag. 435—536. Taf. XXVII—XXXV.

[2]) Die folgende Schilderung bezieht sich nur auf die normalen Fälle, nicht auf die vielen abnormen, welche vorkommen.

Digitized by Google

nicht möglich gewesen die Zahl der Furchungskugeln zu bestimmen; und wie hoch sie nach dem Aufhören der Furchung ist, konnte ich nicht entscheiden. Die sämmtlichen Furchungskugeln derselben Entwicklungsstufe sind immer ganz von derselben Grösse und Beschaffenheit; der Modus der Furchung ist also der totale und im Speciellen der von HAECKEL[1]) sogenannte »primordiale«.

Der Furchungsprocess beginnt also damit, dass die erste Furchungskugel sich in zwei spaltet. Die feineren Vorgänge, welche hierbei stattfinden, sind folgende. Ehe das ganze Ei eine längliche, ovale Form anzunehmen beginnt, streckt sich der Kern (»Furchungskern«) in die Länge und nimmt die bekannte Spindelform an, welche die gewöhnliche streifige Differenzirung zeigt: er besteht aus feinen Fäden, die zwischen zwei weit auseinander gerückten Punkten verlaufen, welche wir als Pole der Spindel bezeichnen können. Die Anzahl der Fäden konnte auch hier nicht genau bestimmt werden; es kam mir vor, dass deren hier (ebenso wie beim Richtungsamphiaster und bei den sämmtlichen späteren Furchungsamphiastern) etwa zwölf waren. Diese Fäden zeigen deutliche Verdichtungen an ihrer Mitte. — Der Durchmesser des Eies ist ca. 0,2 mm; die Länge der Spindel ist circa 0,04, ihre Dicke in der Mitte circa 0,014 mm. — An jedem der Pole der Spindel findet sich ein heller Hof, um welchen der Dotter eine deutliche radiäre Anordnung zeigt; die Strahlen strecken sich aber nicht bis an die Peripherie des Eies[2]). Der Amphiaster liegt gewöhnlich nicht im Centrum des Eies, sondern ein wenig gegen die eine Seite gerückt, die Seite, an welcher später die Einschnürung beginnt (vgl. Fig. 17); von dem Richtungsamphiaster kann man ihn leicht dadurch unterscheiden, dass die Lage des letzteren immer ganz peripherisch ist. — Die weiteren Veränderungen, welche sich jetzt am Amphiaster abspielen, bestehen darin, dass die Verdichtungen in der Mitte der Fäden (die »Kernplatte« STRASBURGER's, die »mittlere Verdichtungszone« HERTWIG's) sich theilen, so dass man jetzt an jedem Faden zwei Ver-

[1]) HAECKEL, l. c. pag. 78.

[2]) Das Reagens, welches sich bei diesen Untersuchungen am zweckmässigsten anwenden lässt, ist (ebenso wie bei den vorhergehenden) 1 proc. Essigsäure. Um die Präparate aufzubewahren tropfte ich die Essigsäure in der oben angegebenen Weise zu, und liess sie die hinlängliche Zeit einwirken; dann tröpfelte ich ein wenig Glycerin dazu und kittete Asphaltlack in der gewöhnlichen Weise um das Deckgläschen herum. Leider erhalten sich die in dieser Weise angefertigten Präparate nur 2—3 Wochen.

Digitized by Google

dichtungen findet, welche zugleich näher gegen die Pole der Spindel hin gerückt sind (»seitliche Verdichtungszonen« HERTWIG's). Zwischen diesen seitlichen Verdichtungszonen konnte ich während der ersten und zweiten Furchung die Verbindungsfäden mit Sicherheit nicht sehen; sie waren nur durch einige Punktreihen angedeutet, so wie dies für das zweite Furchungsstadium in Fig. 18 dargestellt ist. An späteren Furchungsstadien kann man dagegen die Verbindungsfäden zwischen den seitlichen Verdichtungszonen in der erwünschtesten Deutlichkeit beobachten. — Diese seitlichen Verdichtungszonen werden nach und nach ganz in die hellen Höfe hineingedrängt; und je weiter sie gegen diese hinrücken, desto stärker und hervortretender wird die radiäre Structur des Dotters, so dass seine Strahlen zuletzt fast bis an den Rand des Dotters sich erstrecken. Endlich wird die Verbindung zwischen den zwei Strahlensystemen vollständig unterbrochen; sie wird nur noch durch mehrere Reihen von Punkten angedeutet (vgl. Fig. 17). Jeder der hellen Höfe schliesst ein stark lichtbrechendes Korn (Nucleolus) ein, und die radiäre Structur des Dotters befindet sich auf ihrem Culminationspunkte.

Während des letzten Abschnittes dieses complicirten Vorgangs im Inneren des Eies hat auch die äussere Form des Eies sich zu ändern angefangen. Erst bildet sich an der einen Seite des Eies (niemals schon vom Anfang an beiden Seiten) eine ziemlich breite Kluft (vgl. Fig. 11 und 17). An jeder Seite dieser Kluft liegen die Reste des Furchungsamphiasters: zwei Sonnen, zwischen welchen, wie oben schon hervorgehoben, als eine Spur der Verbindungsfäden mehrere Pünktchenreihen verlaufen (Fig. 17); diese Sonnen sind natürlich die Kerne der sich bildenden Furchungskugeln zweiter Generation. Diese breite Kluft streckt sich weiter in das Ei hinein und wird allmälig zu einer ganz tiefen, schmalen Furche (vgl. Fig. 12). Wenn diese Furche etwa bis ans Centrum des Eies gelangt ist, bildet sich hier an ihr ein ziemlich grosses, birnförmiges Lumen, welches an seinem zugespitzten Ende mit der schmalen Furche zusammenhängt (vgl Fig. 13). Während dieser Vorgänge ist das Ei in ununterbrochenen amoeboiden Bewegungen begriffen. Diese zeigen sich besonders an der Stelle in der Peripherie, an welcher die Kluft sich zu bilden begann, und dann in der Umgebung des erwähnten Lumens; es werden hier aus dem Dotter kurze und breite Fortsätze vorgeschoben und wieder eingezogen, welche von einer mehr hyalinen Beschaffenheit als der übrige Dotter sind; fast niemals sieht man Lecithkugeln in diesen

Digitized by Google

»Pseudopodien«, welche doch nicht vollständig hyalin, gewöhnlich aber ziemlich fein granulirt sind (vgl. Fig. 19). Aus diesen amoeboiden Contractionen des Dotters folgt, dass das ursprünglich birnförmige Lumen fast beständig seine Form wechselt, indem fortwährend neue »Pseudopodien« in dasselbe hineingeschoben werden, während andere sich wieder zurückziehen, so dass es immer eine andere Begrenzung erhält. Einmal z. B. beobachtete ich, dass von der Antisegmentationsseite[1]) des Eies sich ein Ausläufer in das Lumen hineinschob fast bis an die Stelle, an welcher dasselbe in die schmale Furche übergeht, und dieselbe in dieser Weise in zwei neue Lumina schied (vgl. Fig. 14); später zog er sich wieder zurück, wodurch wieder ein einzelnes Lumen entstand. — Erst nachdem das Lumen sich gebildet und schon eine Zeitlang fortbestand, beginnt auch von der anderen Seite eine tiefe und breite Kluft sich hineinzuerstrecken (vgl. Fig. 15), ganz in derselben Weise wie an der Segmentationsseite; auch sie wird allmälig in eine schmälere Furche umgebildet, welche zuletzt mit dem Lumen der ersten Furche zusammentrifft. Auf diese Weise trennen sich die zwei neuen Furchungskugeln (zweiter Generation). Gewöhnlich kann man nach dem Abschluss der ersten Furchung, also nachdem die beiden Furchungskugeln sich vollständig getrennt haben, noch eine Spur des erwähnten Lumens in der Form eines Hohlraums zwischen den Zellen wahrnehmen; dieses ist natürlich dadurch entstanden, dass die zwei Zellen an der Stelle, an welcher sich das Lumen befunden hat, noch eine Zeit lang ein wenig auseinander weichen und einen leeren (von Wasser erfüllten) Raum zwischen sich lassen. Später wird dieser ausgeglichen, und die beiden Furchungskugeln liegen jetzt ganz dicht an einander. Die erste Furchung dauert von ihrem Anfang — mit dem Anfange der Furchung ist hier der Augenblick gemeint, da die Kluft an der Segmentationsseite gebildet wird — bis zu ihrem Abschlusse etwa eine Stunde. Wie lange Zeit der Furchungskern zu seiner Theilung verwendet, ist mir unmöglich gewesen zu entscheiden, weil dieser Vorgang sich bei Gonothyraea nicht an lebenden Eiern wahrnehmen lässt — Um die sämmtlichen äusseren Vorgänge der ersten Furchung vom Anfang bis zum Abschluss ununterbrochen beobachten zu können, und um sicher zu

[1]) Durch Segmentationsseite bezeichne ich der Kürze wegen die Seite des Eies, von welcher aus die erste Furche hervorgegangen ist; durch Antisegmentationsseite die entgegengesetzte Seite.

Digitized by Google

sein, dass dieselben nicht durch den Druck des Deckgläschens alterirt und gefälscht werden, ist die Betrachtung der Objecte in einem an der Unterseite eines Deckgläschens hängenden Tropfen (in einer feuchten Kammer) als zweckmässiges Verfahren zu empfehlen.

Während dieser an der Oberfläche des Eies stattfindenden Vorgänge hat die Entwicklung im Innern gar nicht stillgestanden. Während man auf der Stufe, da nur eine breite Kluft an der einen Seite des Eies bestand, nur zwei Sonnen beobachten konnte, eine an jeder Seite der Kluft, findet man, nach Umbildung der Kluft in die schmale Furche sowie nach Entstehung des oben erwähnten Lumen, also einige Zeit vor der vollständigen Trennung der Furchungskugeln zweiter Generation, — dass die neuen Furchungskerne sich gewöhnlich schon in die Länge gestreckt und die bekannte Spindelform angenommen haben: man sieht also an jeder Seite der Furche zwei Sonnen, durch Fäden mit »mittlerer Verdichtungszone« verbunden. Gewöhnlich sind beide Amphiaster auf derselben Entwicklungsstufe; jedoch ist bisweilen der eine dem anderen etwas voraus, welches sich daraus ergibt, dass der eine eine mittlere, der andere dagegen zwei seitliche Verdichtungszonen besitzt, zwischen welch' letzteren ich ebenso wie bei dem ersten Furchungsamphiaster die Verbindungsfäden nur als Reihen von Pünktchen angedeutet sehen konnte (vgl. Fig. 18). Es wird aus diesen Beobachtungen sicher hervorgehen, dass die zweite Furchung sich einleitet, bevor die erste ganz abgeschlossen ist. Wenn die Furchungskugeln zweiter Generation sich getrennt haben, ist gewöhnlich die Theilung der Furchungskerne zweiter Generation in die der dritten gleichzeitig abgeschlossen. Die radiäre Structur des Dotters ist — ganz wie es bei dem ersten Furchungsamphiaster der Fall war — auf ihrem Culminationspunkte, wenn die Verbindung zwischen den zwei Sonnen eben unterbrochen worden ist; die Strahlen strecken sich dann bis an den Rand des Eies. — Die Furchungsspindeln zweiter Generation haben eine Länge von circa 0,04 mm; ihre Dicke an der Mitte ist circa 0,013 mm.

Sobald die erste Furchung zu Ende gebracht ist, können die äusseren Vorgänge der zweiten sogleich beginnen, weil der innere Theil dieses Processes schon abgeschlossen ist. Es wird aus der obenstehenden Darstellung hervorgehen, dass die Längsaxe der secundären [1]) Furchungsamphiaster etwa senkrecht auf der des primä-

[1]) Hier ebenso wie in dem Folgenden bediene ich mich (der Kürze wegen)

Digitized by Google

ren steht; denn die secundären Amphiaster werden ja in einer mit der ersten Furche parallelen Richtung ausgebildet (vgl. Fig. 18); die Furche war aber senkrecht auf die Längsaxe des primären Amphiasters. Uebrigens verläuft die zweite Furchung nicht vollständig in der Weise wie die erste. Es wird an der Innenseite jeder der secundären Furchungskugeln erst eine breite Kluft gebildet, welche sich allmälig in eine schmälere Furche umwandelt; an deren innerem Theile wird aber, soweit ich bemerken konnte, kein Lumen gebildet; sie schreitet sehr schnell gegen die Aussenseite vor, von welcher dann auch eine Furche sich bildet, die mit der erstgebildeten zusammentrifft. Ein Stadium aus der zweiten Furchung ist in Fig. 16 dargestellt. Ein anderer Unterschied zwischen der ersten und zweiten Furchung ist die Zeitdauer. Während die erste gewöhnlich fast eine Stunde in Anspruch nimmt, dauert die zweite oft weit kürzere Zeit. Uebrigens liegen hier natürlich auch individuelle Verschiedenheiten vor. Oft geht die eine der zwei secundären Furchungskugeln in ihrer Entwicklung und Theilung der anderen etwas voraus, so dass man einen Augenblick drei Furchungskugeln sehen kann. Während der Durchmesser der secundären Furchungskugeln circa 0,14 mm ist, messen die tertiären im Durchmesser circa 0,09 mm.

Nach der zweiten Furchung haben wir vier Furchungskugeln. Diese (tertiären) spalten sich jetzt in 8 ganz in derselben Weise, wie sich die zwei secundären theilten. Die Länge der tertiären Furchungsspindel ist circa 0,027, ihre Dicke an der Mitte circa 0,008 mm. Der Durchmesser der 8 neuen Furchungskugeln ist circa 0,06 mm.

Weiter verläuft der Furchungsprocess regelmässig und in derselben Weise, indem die Kerne sich erst in die Länge strecken, die Furchungsspindeln und die Furchen gebildet werden, und endlich die neuen Zellen sich vollständig trennen. Eine detaillirte Darstellung der späteren Furchungen wird daher überflüssig sein. — Von einem späteren Furchungsstadium sind in Fig. 20 drei Zellen dargestellt, von welchen die eine in Theilung begriffen ist; die zwei anderen sind durch eine eben abgeschlossene Theilung entstanden.

Die 16 Furchungskugeln, welche durch die Theilung der 8 ent-

---

der Bezeichnungen primär, secundär, tertiär, sowohl für die Furchungskugeln wie für deren Amphiaster und Kerne. Jeder, der in diesen Sachen zu Hause ist, wird diese Bezeichnungen sehr leicht verstehen.

Digitized by Google

stehen, haben einen Durchmesser von circa 0,045 mm; die Länge der neuen Furchungsspindel ist circa 0,014, ihre Dicke an der Mitte circa 0,005 mm. Der Durchmesser der 32 Zellen, welche aus der Theilung der 16 hervorgehen, ist circa 0,036 mm.

Nach Ablauf des ganzen Processes besitzen die Zellen einen Durchmesser von circa 0,01 mm. Jetzt variirt indessen die Grösse viel mehr als während der ersten Furchungsstadien. Wie oben bemerkt wurde, konnte ich die Anzahl der Zellen beim Abschluss des Furchungsprocesses nicht genau bestimmen.

II. Bemerkungen über den Furchungsprocess und die Zelltheilung im Allgemeinen.

Die äusseren Vorgänge, welche während der ersten Furchungsstadien an den Eiern der Hydroiden beobachtet werden können, sind nur einmal früher in ihrem Detail beschrieben worden, nämlich von KLEINENBERG bei Hydra[1]). Dieser Verfasser hat fast ganz dieselben Verhältnisse bei Hydra beobachtet, welche oben für die Gonothyraea Lovéni dargestellt sind. Nach ihm beginnt die Furchung ebenfalls damit, dass von der einen Seite des Eies (unter amoeboiden Bewegungen) eine Kluft gebildet wird, welche immer schmäler wird; an dem nach Innen gewendeten Theile dieser Furche entsteht ein grösseres Lumen; auch hat er die fortwährenden amoeboiden Bewegungen (Bildung der Pseudopodien) gesehen. Die während der Furchung gebildeten Lumina sind ferner bei der Entwicklung der Ctenophoren beobachtet worden, sowohl von A. KOWALEVSKY[2]) wie von H. FOL[3]); doch haben diese Verfasser dem ganzen Processe kein so eingehendes Studium wie KLEINENBERG gewidmet.

Während die Beobachtungen KLEINENBERG's sowohl bezüglich der Entwicklung des unbefruchteten Eies wie der äusseren Vorgänge, welche sich während der Furchung abspielen, von sehr hohem Werthe sind, hat auffallend genug weder dieser Verfasser noch ein so sorgfältiger histologischer Untersucher wie FRANZ EILHARD SCHULZE[4]),

[1]) KLEINENBERG, l. c. pag. 48—51. Taf. IV.

[2]) A. KOWALEVSKY, Entwicklungsgeschichte der Rippenquallen. Mémoires de l'académie impériale de St. Pétersbourg. VII. Sér. Tom. X. 1866. pag. 2—3. Taf. I, Fig. 3—13 u. s. w.

[3]) H. FOL, Ein Beitrag zur Anatomie und Entwicklungsgeschichte der Rippenquallen. Inaug.-Diss. Berlin. 1869. Taf. I. Fig. 3.

[4]) F. E. SCHULZE, Ueber den Bau und die Entwicklung von Cordylophora lacustris. Leipzig. 1871. pag. 37. Taf. IV.

Digitized by Google

noch irgend welcher der anderen Verfasser, die sich mit der Ontogenie der Hydroiden beschäftigten, eine Spur von Kernen während der ersten Furchungsstadien beobachtet. Sowohl KLEINENBERG wie F. E. SCHULZE schweigen vollständig bezüglich des Vorkommens oder Fehlens von Kernen in den Furchungskugeln, und nach ihren Zeichnungen sind die letzteren nicht Zellen, sondern Cytoden. Auch findet man bei diesen Verfassern keine Angaben über die radiäre Structur, nicht einmal für die späteren Furchungsstadien, wo dieselbe gar nicht schwierig zu sehen ist. Dass diese Verhältnisse der Aufmerksamkeit dieser gründlichen Forscher entgangen sind, stammt wahrscheinlich daher, dass sie nicht die passenden Methoden angewendet haben. Zu verwundern ist es aber, dass KOWALEVSKY, welcher die Essigsäure als Reagens benutzte, die Existenz von Kernen in den Furchungskugeln geradezu geläugnet hat (bei Ctenophoren). — Durch die obenstehende Untersuchung sind also dieselben Verhältnisse, welche anderswo bei der Zelltheilung stattfinden, zum ertsen Male bei der Furchung des Eies innerhalb des Phylums der Coelenteraten in ihrem Zusammenhang nachgewiesen worden. Doch darf nicht vergessen werden, dass schon früher FOL[1] an dem Geryonidenei Aehnliches beobachtet hat: damals war er aber über die Kern- und Zelltheilung noch nicht zur Klarheit gelangt, und jene Beobachtungen waren in diesem Punkte ziemlich lückenhaft.

Es dürfte, besonders nach den äusserst wichtigen und umfassenden Untersuchungen von E. STRASBURGER und O. BÜTSCHLI, als sicher betrachtet werden, dass es in der Hauptsache ganz derselbe Vorgang ist, welcher sich bei der Theilung aller Zellen, sowohl im Pflanzenreiche wie im Thierreiche abspielt: es sind also Phänomene von sehr allgemeiner Bedeutung, die wir oben bei Gonothyraea Lovéni geschildert haben. Und doch streiten sich neuere Autoren bezüglich der Deutung dieser Vorgänge im Speciellen.

So betrachtet AUERBACH[2], auf seinen Untersuchungen über die erste Entwicklung des Nematodeneies fussend, die Kernvermehrung als eine »palingenetische«, mit welchem Namen er sie belegt, weil

[1] H. FOL, Jenaische Zeitschr. Bd. VII. 1873. pag. 471—492.

[2] Vgl. L. AUERBACH, l. c. pag. 222; und ferner: Zur Lehre von der Vermehrung der Zellkerne. Medic. Centralbl. 1876. No. 1. pag. 1—4; sowie: Zell und Zellkern. COHN, Beiträge zur Biologie der Pflanzen. Bd. II, Heft 1. pag. 1—26. Breslau. 1877.

Digitized by Google

der ursprüngliche Kern immer zu Grunde gehen soll, und erst nach dessen Untergang die beiden neuen entstehen. Die charakteristische Figur, aus den zwei hellen, vom Strahlensysteme umgebenen sowie durch eine helle Strasse verbundenen Höfen bestehend (den »Amphiaster« von Fol), nennt er die »karyolytische« (kernauflösende) oder kürzer »Karyolyma«.

Gegenüber der Ansicht Auerbach's betrachten Strasburger, Bütschli, O. Hertwig und die meisten anderen neueren Verfasser bei der Zelltheilung den ursprünglichen Kern als directen Mutterkern der zwei neuen Tochterkerne. Dieser letzten Auffassung muss auch ich mich den oben mitgetheilten Beobachtungen gemäss anschliessen. Dass Auerbach zu anderen Ergebnissen gelangt ist, findet wahrscheinlich seinen Grund darin, dass dieser Verfasser bei seinen ersten Studien nicht die Bildung und Entwicklung der Kernspindel mit den Verdichtungszonen gesehen hat.

Uebrigens ist dieser ganze Vorgang offenbar von sehr complicirter Natur. und unsere Einsicht in die elementären mikrochemischen und molekulären Processe, welche beim Leben und bei der Vermehrung der Zellen stattfinden, ist allzu gering, um uns in der nächsten Zeit ein vollständiges Verständniss jedes Details der einzelnen Phänomene, welche hier beobachtet werden, erwarten zu lassen. Wahrscheinlich wird man alle diese auf die physikalischen und chemischen Eigenschaften des Protoplasma, der geformten Eiweisssubstanz, zurückzuführen haben, in welcher man dann mit O. Hertwig den Kern als ein automatisches Centrum, mit activen Kräften ausgerüstet, betrachten kann. Die zwei hellen Pole des Amphiaster müssen wohl als Attractionscentra angesehen werden (wie sie auch von früheren Verfassern gedeutet worden sind), welche auf einige der Protoplasmamolekülе eine anziehende, auf andere derselben eine abstossende Wirksamkeit üben; durch diese doppelte Wirksamkeit werden dann die zwei Strahlensysteme gebildet.

Strasburger hat zum ersten Male nachgewiesen, dass die äusseren Vorgänge der Furchung erst dann sich abzuspielen beginnen, wenn die von den zwei Sonnen ausgehenden Strahlen theils mit einander zusammentreffen, theils bis zur Peripherie der Zelle hinaus gelangen[1]. Ich glaube die Beobachtungen Strasburger's auf diesen Punkt für das Campanularia-Ei vollständig bestätigen zu kön-

[1] Die äussere Furchung des Ascidieneies beginnt nach demselben Verfasser nicht einseitig, aber zu derselben Zeit von beiden Seiten.

Digitized by Google

nen. Es wurde oben gezeigt, dass der Kern, ehe noch irgend welche Veränderungen am Aeusseren des Eies stattzufinden begonnen haben, sich in die Länge streckt und in Verbindung mit einem Theil des Dotters den Furchungsamphiaster bildet; fernerhin wurde der Nachweis geliefert, dass die Strahlensysteme nicht so stark entwickelt waren, wenn sich nur eine mittlere Verdichtungszone fand, als wenn zwei seitliche Verdichtungszonen vorhanden waren, also auf der weiter vorgeschrittenen Entwicklungsstufe, und dass ihr Culminationspunkt erst dann eintrat, wenn die Verbindung zwischen ihnen eben unterbrochen war; endlich, dass die Strahlen, wenn die Furchung auch äusserlich begonnen war, mit einander in der Meridianlinie zusammentrafen und bis zur Peripherie des Eies gelangten. Dass die äussere Furchung nur von der einen Seite ihren Ausgangspunkt nimmt, erfolgt wahrscheinlich daher, dass der Amphiaster gewöhnlich der centralen Lage im Ei entbehrt, sondern gegen die eine Seite hin gerückt ist (siehe oben); die Strahlen sind also nur im Stande die eine Seite der Peripherie zu erreichen, und von dieser Seite her ist es, dass die äusseren Vorgänge der Furchung sich abzuspielen beginnen. Verschiedene Umstände sprechen für die Deutung, dass die äussere Furchung dadurch causal bedingt sei, dass die Radien der Strahlensysteme die Peripherie des Eies erreichen. Erstens wird an solchen Eiern, in welchen der Furchungskern eine annähernd centrale Lage hat — wo also die Strahlen der zwei Sonnen die Peripherie an allen Stellen erreichen — wie z. B. bei Mollusken, Echinodermen, Ascidien u. s. w., die Furche auf einmal im ganzen Umkreise gebildet, während bei Gonothyraea, mit peripherischer Lage des Kerns sich nur eine Furche an der einen Seite bildet, an der Seite nämlich, welche dem Furchungsamphiaster am nächsten liegt[1]. Dann spricht auch für diese Deutung die Thatsache, dass bei den späteren Furchungen des Gonothyraea-Eies die Furchen an der ganzen Oberfläche der einzelnen Furchungskugeln auf einmal sich bilden. Indem nämlich die Zellen sich theilen und verkleinern, wird allmälig die Lage der Kerne mehr central, und die Strahlen der Amphiaster sind also im Stande die ganze Peripherie jeder einzelnen Furchungskugel zu erreichen.

[1] Ein ganz ähnliches Verhältniss wie bei den Hydroiden scheint bei den Batrachiern sich zu finden. Nach A. GÖTTE 'Die Entwicklungsgeschichte der Unke. Leipzig. 1875. p. 49—65. Taf. II, Fig 21—23 ist die Lage des Furchungskerns constant excentrisch, und es wird anfangs die Furche nur von dem einen (dem pigmentirten) Pol gebildet.

Digitized by Google

Während ich in diesem Punkt mich vollständig an STRASBURGER schliessen kann, ist dies keineswegs der Fall bezüglich einer anderen der Theorien dieses Verfassers, nämlich der von ihm angenommenen genetischen Verwandtschaft zwischen Kern und Hautschicht. Betrachten wir die sämmtlichen Kerne in den Zellen einer Gonothyraea, so ist es leicht einzusehen, dass sie alle ohne Ausnahme von einem einzigen Kerne herstammen, nämlich von dem primären Furchungskerne; dieser ist durch die Verschmelzung von Ei- und Spermakern entstanden, hat also sein Hauptmaterial aus dem Keimbläschen erhalten; das letztere ist aber nur ein besonders stark entwickelter Entodermzellkern. Zu der Zeit, in welcher die Befruchtung eintritt, besteht, wie oben gezeigt wurde, das Ei aus einem Dotter, welcher keine Spur einer Differenzirung in »Haut- und Körnerschicht besitzt«; es kann also weder der Eikern noch der Spermakern [1]) und also auch nicht der Furchungskern von der Hautschicht gebildet werden, weil eine solche gar nicht existirt. Auch kann man eine differenzirte »Hautschicht« oder »Körnerschicht« in den Entodermzellen, in dem Zustande der Ausbildung ihrer typischen Form gar nicht unterscheiden; es würde daher eine sehr unwahrscheinliche Annahme sein, dass das Keimbläschen von der Hautschicht der Entodermzelle abstammte.

Was die phylogenetische Bedeutung des Furchungsprocesses betrifft, so kann dieselbe von zwei Gesichtspunkten aus betrachtet werden, entweder nämlich als ein palingenetischer oder als ein cenogenetischer Vorgang. Während HAECKEL und mit ihm viele andere Verfasser die erste Betrachtungsweise behaupten und vertheidigen, hat in der neusten Zeit H. v. IHERING [2]) den umgekehrten Weg eingeschlagen. Indem nämlich dieser Verfasser seine »Platycochliden« aus den Turbellarien, die letzteren aber von den Infusorien abzuleiten versucht, greift er die Theorie von der Keimblätter-Homologie scharf an und sucht den Furchungsprocess nicht als einen Vererbungs- sondern als einen Anpassungsvorgang zu erklären. Diese Deutung würde es also mit sich bringen, dass man die Furchung in den verschiedenen Phylen nicht als eine homologe, sondern nur als eine analoge Form der Entwicklung betrachten dürfte. Das Princip, nach welchem v. IHERING zu diesem Resultate gelangt ist, ist dasselbe, welches dieser Verfasser bei seinen morphologischen Unter-

[1] Die Mutterzellen der Spermatozoen besitzen auch gar keine Differenzirung in »Hautschicht« und »Körnerschicht«.

[2] H. v. IHERING, Vergleichende Anatomie des Nervensystems und Phylogenie der Mollusken. Leipzig. 1877. pag. 20—21.

Digitized by Google

suchungen immer geltend macht: dass die vergleichende Anatomie bezüglich der Begründung von Homologien eine weit grössere Bedeutung habe wie die Ontogenese, während dagegen HAECKEL u. A. diese zwei Factoren als ebenbürtig ansehen.

Gegen die Deutung v. IHERING's würde sich wohl Folgendes einwenden lassen. Der Furchungsprocess ist ein Modus der Entwicklung, welcher eine allgemeine Verbreitung durch die ganze Abtheilung der Metazoen hat, und obgleich derselbe in den verschiedenen Phylen dieser Abtheilung bedeutenden Modificationen unterworfen ist, lassen sich doch alle diese, wie HAECKEL in seiner geistvollen Schrift[1] gezeigt hat, sehr leicht auf eine typische Grundform der Entwicklung zurückführen. — Dann finden sich ja auch Organismen wie die HAECKEL'sche Magosphaera planula[2], welche noch auf einem Stadium als erwachsene Individualitäten verharren, über welches die sämmtlichen Metazoen sehr früh hinauskommen; dieser Umstand deutet darauf, dass der Furchungsprocess, welcher auch von der Magosphaera durchlaufen wird, ein echter palingenetischer Vorgang ist. Betrachten wir also das befruchtete Ei als homolog einer Amoebe, also in der Ontogenie der Metazoen fast das primitivste Stadium der phylogenetischen Entwicklung wiederholend, so sind wir genöthigt die Bedeutung des Furchungsprocesses in der Ontogenie als eine Recapitulation der Phylogenie anzusehen, indem wir annehmen, dass sich aus den einzeln lebenden Amoeben coloniebildende Formen entwickelt haben. Durch diese Annahme fällt zwar jeder Versuch, die Metazoen aus Infusorien abzuleiten, weg; von einem vergleichend histologischen Gesichtspunkt muss aber ein solcher Versuch wie der, das Wassergefässsystem der Turbellarien mit der contractilen Blase der Infusorien, also ein ganz morphologisches Organ mit einem vollständig physiologischen zu homologisiren, als sehr gewagt betrachtet werden.

Kopenhagen, Ende August 1878.

---

[1] E. HAECKEL, Studien zur Gastraea-Theorie. Jena. 1877. II. Die Gastrula und die Eifurchung der Thiere.

[2] HAECKEL, Studien über Moneren und andere Protisten. Leipzig. 1870. II. Die Catallacten.

Digitized by Google

Erklärung der Abbildungen.

Tafel IV u. V.

Die vorliegenden Untersuchungen sind mit einem ZEISS'schen Mikroskop, Obj. *A*, *D*, *F*, Oc. 2, 3, 4 angestellt. Fast sämmtliche Figuren wurden mit der Cam. luc. gezeichnet. In allen Figuren haben die beigefügten Buchstaben dieselbe Bedeutung, nämlich:

- *p* das Protoplasma.
- *h* das hyaline Exoplasma.
- *g* das granulirte Endoplasma.
- *k* der Keimfleck.
- *v* der Kernsaft.
- *n* das nucleoplasmatische Reticulum.
- *nu* das Keimbläschen.
- *r* das Richtungsbläschen.
- *o* der Eikern.
- *m* die mittlere, und
- *s* die seitlichen Verdichtungszonen des Amphiaster.
- *l* das Furchungslumen.

Fig. 1—21. Gonothyraea Lovéni.

Fig. 1. Stellt ein junges Ei dar, welches das Keimbläschen mit seiner Membran, dem nucleoplasmatischen Reticulum und dem noch ungetheilten Keimfleck. Die Differenzirung des Protoplasma in Exoplasma und Endoplasma tritt deutlich hervor. Nach einem lebenden Präparate gezeichnet. Vergrösserung: $^{235}/_{1}$.

Fig. 2*a*. Stellt die beginnende Theilung des Keimflecks dar; man sieht eine ringförmige Einschnürung; die Vacuole im Inneren hat sich in die Länge gestreckt. In Fig. 2*b* ist die Theilung schon zu Ende; auch die Vacuole hat sich vollständig (in zwei) getheilt. Lebendes Präparat. Vergr.: $^{235}/_{1}$.

Fig. 3*a* und *b*. Zwei isolirte Keimbläschen; jedes dieser enthält eine grössere Anzahl von Keimflecken, von welchen mehrere die Biscuitform zeigen. Das nucleoplasmatische Reticulum ist verschwunden. Osmiumsäure-Carminpräparate. Vergr.: $^{235}/_{1}$.

Fig. 4. Ein isolirtes Keimbläschen, in welchem der Keimfleck wahrscheinlich darin begriffen ist, sich mit einem Male in viele Stücke zu theilen;

Digitized by Google

er zeigt eine maulbeerähnliche Form. Osmiumsäure-Carminpräparat. Vergr. $^{235}/_{1}$.

Fig. 5. Ein Ei mit deutlichem peripherischen Keimbläschen, schwach vergrössert ($^{55}/_{1}$). Das Keimbläschen hat noch eine scharfe Contour; sein Inneres ist aber homogen; es zeigen sich keine Keimflecke. Lebendes Präparat.

Fig. 6. Ein isolirtes Keimbläschen auf derselben Entwicklungsstufe wie in Fig. 5, stärker vergrössert ($^{235}/_{1}$); sein Inhalt ist wasserhell. Osmiumsäure-Carminpräparat.

Fig. 7. Ein weiter entwickeltes Ei. Das Keimbläschen ist jetzt nicht mehr deutlich contourirt; es schimmert nur als ein heller Fleck ganz an der Oberfläche hervor. Lebendes Präparat. Vergr. $^{55}/_{1}$.

Fig. 8. Ein Ei, in welchem das Keimbläschen vollständig verschwunden ist (scheinbar auf die »Cytodenstufe« herabgesunken). Lebendes Präparat. Vergr. $^{55}/_{1}$.

Fig. 9. Die eine Hälfte eines Eies auf derselben Entwicklungsstufe wie Fig. 8, mit (1 %) Essigsäure behandelt und stärker vergrössert ($^{235}/_{1}$). Der Richtungsamphiaster mit seiner mittleren Verdichtungszone wird deutlich gesehen; sein einer Pol ist gegen die Oberfläche hin gerückt.

Fig. 10. Die eine Seite eines Eies auf einer weiter vorgeschrittenen Entwicklungsstufe. Das Richtungskörperchen ist schon gebildet und abgeschnürt, etwas innerhalb desselben zeigt sich der Eikern. Essigsäurepräparat. Vergr. $^{235}/_{1}$.

Fig. 11—15. Stellen die äusseren Formen der ersten Furchung dar. In Fig. 11 ist schon an der einen Seite des Eies eine breite Kluft gebildet, welche sich in Fig. 12 in eine schmale Furche umgewandelt hat; in Fig. 13 ist das Lumen gebildet worden. Dieses ist in Fig. 14 durch ein grösseres »Pseudopod« in zwei kleinere getheilt worden; in Fig. 15 hat sich das Ei auch von der anderen Seite einzuschnüren begonnen. Lebende Präparate. Vergr. $^{55}/_{1}$.

Fig. 16. Der Beginn der zweiten Furchung. Die rechts liegende Furchungskugel ist etwas weiter in ihrer Entwicklung als die linke vorgeschritten. Lebendes Präparat. Vergr. $^{55}/_{1}$.

Fig. 17. Die eine Seite eines Eies, welches in der ersten Theilung begriffen ist, mit Essigsäure behandelt und stärker vergrössert ($^{235}/_{1}$). An jeder Seite der Kluft zeigt sich ein heller Hof, von einem Strahlensystem umgeben, und ein scharf contourirtes Körperchen einschliessend. Ihre Verbindung unter einander ist unterbrochen; sie wird nur durch Reihen von Pünktchen angedeutet. An der Seite liegt das Richtungskörperchen.

Fig. 18. Stellt die erste Furchung, etwas weiter vorgeschritten, dar. Das Furchungslumen ist gebildet; an den Seiten der Furche zeigen sich die secundären Furchungsamphiaster. Von diesen hat der rechts liegende eine mittlere Verdichtungszone, der linke zwei seitliche. Die Strahlensysteme des letzteren sind stärker entwickelt als die des ersteren. Essigsäurepräparat. Vergr. $^{235}/_{1}$.

Fig. 19. Ein Stadium aus der ersten Furchung, nach einem lebenden Präparate gezeichnet (Vergr. $^{235}/_{1}$). Das Furchungslumen ist gebildet; sowohl in diesem, wie am Anfangstheile der Furche zeigen sich die vom Pro-

Digitized by Google

toplasma ausgestreckten, der Lecithkugeln entbehrenden »Pseudopodien«.

Fig. 20. Drei Furchungskugeln aus einem weit späteren Furchungsstadium, mit Essigsäure behandelt (Vergr. $^{235}/_{1}$). Die zwei rechts liegenden sind durch eine neuerlich abgeschlossene Theilung entstanden. Die linke ist in Theilung begriffen, in ihrem Innern zeigt sich ein Furchungsamphiaster mit mittlerer Verdichtungszone.

Fig. 21. Lebende Zoospermien. Vergr. $^{550}/_{1}$.

Fig 22. Aurelia aurita.

Fig. 22. 23 Theil eines Eies, in welchem das Keimbläschen den noch ungetheilten Keimfleck und das nucleoplasmatische Reticulum in seinem Inneren zeigt, aber ganz nahe an der Oberfläche des Eies liegt. Vergr. $^{235}/_{1}$. Osmiumsäure-Carminpräparat.

Fig. 23—25. Psammechinus miliaris.

Fig. 24 Theil eines Eies mit ganz peripherischem Keimbläschen, welches den noch ungetheilten Keimfleck enthält.

Fig. 25 Der Keimfleck hat sich in mehrere Stücke getheilt. Das nucleoplasmatische Reticulum ist noch sichtbar.

Fig. 26 Die Keimflecke ebenso wie das Nucleoplasma sind verschwunden; der Inhalt des Keimbläschens ist wasserhell.

Fig. 24—26 sind nach lebenden Präparaten bei einer Vergrösserung von circa $^{200}/_{1}$ gezeichnet.

Digitized by Google

Die Nasenhöhlen und der Thränennasengang der amnioten Wirbelthiere.

Von

Dr. G. Born.

(Aus dem anatomischen Institute zu Breslau.)

Mit Tafel VI—VIII.

I.

Im zweiten Bande dieser Zeitschrift habe ich bei Amphibien ein dem Thränennasengang der Amnioten homologes Organ nachgewiesen und die Entstehung desselben durch Abschnürung einer von der Epidermis ins Corium eingewachsenen Epithelleiste von der letzteren genauer beschrieben. Schon am Schlusse dieser Arbeit wies ich auf die Nothwendigkeit hin, die Angaben, welche bisher über die Entwicklungsgeschichte des Thränennasenganges der Amnioten gemacht worden sind, zu revidiren, da dieselben mit meinen für das homologe Organ der Amphibien gewonnenen entwicklungsgeschichtlichen Resultaten im offenbaren Widerspruche standen. Alle Autoren stimmen darin überein, dass der Thränennasengang der Amnioten durch Schluss einer Rinne, die in einer gewissen Periode zwischen dem äusseren Nasenfortsatze (Nasendache RATHKE) und dem Oberkieferfortsatze sich findet, zu einer Röhre und Ablösung dieser Röhre von der Epidermis gebildet werde. COSTE und KÖLLIKER sind die ersten, die dies behauptet haben. Diese Erklärungsweise lässt aber die Entstehung der Augenenden des Thränennasenganges, der Thränenröhrchen, deren doch beim Menschen ausnahmsweise drei, beim Krokodil nach RATHKE sogar gewöhnlich bis acht gefunden werden, ganz im Dunkeln. Ausserdem fiel mir schon damals auf, dass in der ganzen einschlägigen Literatur keine für die Rinnenanlage des fraglichen Organs beweiskräftige Schnittfigur aufzufinden war, und aus

Digitized by Google

dem blossen Verschwinden einer Rinne im Relief des embryonalen Gesichts den erfolgten Verschluss derselben anzunehmen, erschien mir kaum statthaft, da man ebensogut an ein einfaches Verstreichen derselben zu denken berechtigt war. Im Sommer vorigen Jahres an Köpfen von Eidechsen- und Hühnerembryonen angestellte Untersuchungen führten mich auch bald zu dem Ergebnisse, dass in Wahrheit die Entwicklung des Thränennasenganges bei diesen Amnioten von denselben Vorgängen; Bildung und Abschnürung einer Epithelleiste, eingeleitet werde, wie bei den Amphibien. Bei Hühnern vom Ende des fünften oder Anfang des sechsten Tages der Bebrütung ist der Nachweis der Epithelleiste sehr leicht, nur muss man, da die Fläche des Gesichts zwischen äusserer Nasenöffnung und Auge beinahe frontal steht, sich an Sagittalschnitte halten. Bei den Eidechsen war die Anlage einer Epithelleiste zwar auch rasch erkannt, doch hielten mich die Kleinheit und Complication der fraglichen Gebilde viel länger auf, ehe ich zu einem klaren Einblick in die sich hier abspielenden Veränderungen gelangte. So war ich gezwungen die über diesen Gegenstand nach einem in der naturwissenschaftlichen Section der schlesischen Gesellschaft für vaterländische Cultur am 1. August 1877 gehaltenen Vortrage abgefasste vorläufige Mittheilung, soweit sie die Eidechsen betraf, sehr vorsichtig zu halten; nur die in Betreff des Jacobson'schen Organs gewonnenen Resultate, welche sich bei der vom Thema nicht zu trennenden Untersuchung der Entwicklung der Nasenhöhle selbst ergaben, fügte ich als sicher hinzu. Im Folgenden lege ich die während des letzten Winters und Frühjahrs zu Ende geführten Untersuchungen über Nasenhöhle und Thränennasengang der amnioten Wirbelthiere in ausführlicher Darstellung vor: dieser erste Aufsatz beschäftigt sich nur mit den Sauriern. Die übrigen Reptilienfamilien habe ich ganz aus dem Spiele gelassen; es gebrach mir vollständig an entwicklungsgeschichtlichem Materiale, die Formbildungen der Ethmoidalregion von erwachsenen Thieren dieser Familien aber haben schon so viele ausgezeichnete Forscher behandelt, dass mir eine Nachuntersuchung unfruchtbar erschien, zumal ich den Werth von Vergleichen ohne entwicklungsgeschichtliche Basis im Allgemeinen sehr niedrig zu schätzen geneigt bin. Embryonen von Lacerta agilis habe ich theils aus selbst im Terrarium gezüchteten Eiern erhalten, theils wurden solche für mich in Oberschlesiens Wäldern gesammelt; — der freundlichen Sammlerin hiermit meinen besten Dank. Die fremden Saurier, welche ich untersucht habe, stammen

Digitized by Google

grösstentheils aus dem Museum GODEFFROY in Hamburg; ich kann nicht umhin den meist vorzüglichen Erhaltungszustand der Präparate dieses ausgezeichneten Institutes zu rühmen, einige Exemplare entnahm ich mit gütiger Erlaubniss des Directors unserer Anatomie, des Herrn Professor HASSE den Vorräthen der hiesigen Sammlung; Leiosaurus Bellii fand sich unter einer Collection von Thieren, welche mir mein Freund, der Professor G. HIERONYMUS aus Cordoba in der Argentina mitgebracht hat. Leider habe ich es versäumt die Eidechsenembryonen vor dem Einlegen gerade aufzuspannen, in Folge dessen gebe ich nur wenige Maasse und bitte dieselben auch nur als ungefähre auffassen zu wollen. Die Conservirung der Embryonen geschah in der von KLEINENBERG angegebenen verdünnten Pikrinsäure (vergl. Grundzüge der Entwicklungsgeschichte der Thiere von M. FOSTER und M. BALFOUR übersetzt von Dr. N. KLEINENBERG p. 245). Als Färbemittel wende ich jetzt mit Vorliebe eine concentrirte wässrige. nur mit wenig Alkohol versetzte Lösung von Bismarckbraun an, eine Anilinfarbe. die ich bei College WEIGERT kennen gelernt habe. Köpfe von Eidechsenembryonen, die in oben angegebener Weise behandelt wurden, bleiben 24 Stunden in der Tinctionsflüssigkeit und werden dann so lange mit absolutem Alkohol ausgezogen, bis derselbe sich nur noch ganz blass braun färbt. Die Färbung dringt tief ein, ist sehr gleichmässig und betrifft nicht allein die Kerne, sondern gibt auch den Zwischensubstanzen einen je nach ihrem Chemismus verschiedenen Ton; die Intercellularsubstanz des Hyalinknorpels wird dunkelbraun u. s. f. Von Einschlussmassen habe ich viele probirt: die Terpentinparaffinmasse der Würzburger, die CALBERLA-sche Eiweissmasse u. s. f. Gewiss sind alle diese Verfahren zu brauchen, es führen eben viele Wege nach Rom; doch bin ich endlich definitiv zu der in meiner ersten Arbeit über den Thränennasengang benutzten Methode zurückgekehrt. — Wenn man, wie ich namentlich von College STRASSER gelernt habe, zu langen Aufenthalt der Präparate in dem Bergamottöl und starkes Erhitzen (nie über 45—50° C.) vermeidet, so imbibiren sich auch die zarten Gewebe der Amniotenembryonen vollständig in derselben und lassen sich ohne zu bröckeln in dünne Schnitte zerlegen. Als Auslösungsmittel benutze ich jetzt eine Mischung von $^1/_2$ Terpentin mit $1^1/_2$ Kreosot. Als Hauptvorzug der Wallrath-Ricinusöl-Masse schätze ich ihre vollkommene Plasticität. Auf einem in die Microtomzwinge eingespannten Blocke derselben lässt sich leicht mit festgestelltem Messer eine ebene Fläche schneiden, auf dieser dann das aus der flüssigen Masse

Digitized by Google

herausgenommene und hart gewordene Präparat in jeder beliebigen Stellung festleimen und mittelst eines erwärmten Spatels tropfenweise mit Masse umgeben. Die Köpfe der erwachsenen Saurier wurden theilweise durch Präparation, häufiger aber auch in Schnittserien zerlegt untersucht. Will man die feinen Höhlen und Spalten der Ethmoidalregion durch directe Einsicht kennen lernen, so geschieht dies am besten an einer entkalkten Kopfhälfte, weil es nur an dieser gelingt knochen- und knorpelgestützte Falten und Platten, ohne den Epithelüberzug zu zerstören, aufzuheben und auseinanderzubiegen. Zum Entkalken benutzte ich zuerst Chrom-Salzsäure-Gemische, jetzt aber ausschliesslich die von Busch neuerdings (Mikroskopisches Archiv Bd. XIV) empfohlene Salpetersäure. Die Köpfe werden durch dieses Reagens (2—4 %) in kürzester Frist von den Kalksalzen befreit und bleiben dabei ausgezeichnet conservirt, wenn dieselben nur vorher (womöglich frisch) in absoluten Alkohol eingelegt waren. Nach dem Auswässern bringe ich die Köpfe auf 2—3 Tage — je nach der Grösse — in concentrirte Bismarckbraunlösung, darauf wieder in absoluten Alkohol, der in den nächsten Tagen so oft gewechselt wird, bis er beinahe farblos bleibt Das Bismarckbraun dringt übrigens, wie die meisten andern Tinctionsmittel, nicht durch die verhornte Epidermis sondern nur von der Schleimhautoberfläche ein. Die Färbung differenzirt sehr gut; Knorpel wird dunkelbraun, Epithelien und Drüsen heller braun, u. s. f. Im Bindegewebe und Knochen behalten nur die Kerne den Farbstoff. Um aus den Schnittserien ein richtiges plastisches Bild der Theile zu gewinnen, verwandte ich vielfach die von mir (dieses Archiv Bd. II p. 579) angegebene Modellirmethode. Ich habe für diese Arbeit wohl an 20 Modelle angefertigt, von denen einige auf Taf. VI abgebildet sind. Immer musste ich erfahren, dass das Bild, was ich mir vorher nach den Schnitten im Kopfe gestaltet hatte, der Wirklichkeit, wie sie das Modell wiedergab, nur sehr wenig entsprach, ich habe daher bei allen schwierigeren Formbildungen, die sich der directen Präparation und Anschauung entzogen, meine Zuflucht zu der angegebenen Methode genommen. Ich glaube, dass dieses Nachbildungsverfahren bei den jetzt so zahlreichen Untersuchungen, die an entwicklungsgeschichtlichen Objecten mittelst der Schnittserienmethode ausgeführt werden, vielfach von entscheidendem Nutzen sein würde. Ich sehe mich zu dieser erneuerten Empfehlung um so mehr genöthigt, als mein Verfahren zur Herstellung von Modellen durch Aufeinanderkleben in Dicke und Fläche entsprechend vergrösserter Aus-

Digitized by Google

schnitte aus Wachsplatten in den gebräuchlichen Jahresberichten im Capitel über Methodik bisher nicht angeführt worden ist. Zur Technik der Methode will ich nur nachtragen, dass ich jetzt fast reines, nur mit ein wenig Terpentin und einer geringen Menge Stearin versetztes Wachs benutze; Platten aus diesem Stoff sind zwar weniger hart, aber viel dehnbarer und brechen weniger leicht, als solche von grösserem Stearingehalt. — Beim Ausschneiden dünner und weitgeschwungener Spangen lasse ich natürlich Querbalken stehen, welche die Entfernungen sichern und erst nach dem Aufkleben jedes Ausschnittes mit dem heissen Spatel entfernt werden.

Zuvörderst soll die Ethmoidalregion von Lacerta agilis und deren Entwicklungsgeschichte, nachher erst die der übrigen Saurier abgehandelt werden. Diese Eintheilung hat nicht den Sinn, als ob ich die zufällig bei uns einheimische Art für die ursprünglichste und darum massgebende hielte; Lacerta agilis ist nur leider die einzige Art, deren Ontogenese mir zugänglich war und schon die Kenntniss dieser einzigen Ontogenese schien mir das Verständniss der übrigen Formen sehr zu erleichtern. Zum Schluss reihe ich dann die nöthigen vergleichenden und allgemeinen Erörterungen an.

Die Nasenhöhle von Lacerta hat durch Leydig (Die in Deutschland lebenden Arten der Saurier, Tübingen 1872 pag. 91 und 92) eine so umfassende und eingehende Beschreibung erfahren, dass mir nur wenig Neues nachzutragen bleibt. Um dem Leser aber den Vergleich mit den demnächst zu beschreibenden, entwicklungsgeschichtlichen Formen von Lacerta selbst und den Eigenthümlichkeiten der anderen Arten zu erleichtern, werde ich meine Notizen in eine kurze Reproduction der Leydig'schen Angaben einflechten. Der genannte Autor unterscheidet die Vorhöhle der Nase von der eigentlichen Nasenhöhle. (Vergleiche zu diesem und dem Folgenden Leydig's Deutschlands Saurier Taf. VIII Fig. 108.) Die erstere ist ein nur wenig aufsteigender, von vorn nach hinten verlaufender Gang, zu dem von der Apertura nasalis externa her eine Art Rinne quer nach innen und etwas nach vorn führt und sich über eine schräge Falte hinweg in denselben öffnet. Er ist mit geschichtetem Pflasterepithel bekleidet, das Leydig sehr richtig mit dem der äusseren Haut vergleicht; auch die Aehnlichkeit des Bindegewebslagers der Vorhöhle mit cavernösem Gewebe kann ich bestätigen. Drüsen fehlen ganz. Der hintere Theil der Vorhöhle erstreckt sich über die obere Seite der vorderen Hälfte des Jacobson'schen Organs hinweg, der vordere liegt direct über dem Mundhöhlendache. Der vorderste Ab-

Digitized by Google

schnitt der eigentlichen Nasenhöhle liegt noch über dem Jacobsonschen Organe; dahinter reicht dieselbe nur dicht am Septum bis an die das Mundhöhlendach bildenden Knochen (Vomer, palatinum) heran; seitwärts schiebt sich zwischen die eigentliche Nasenhöhle und die Gaumenplatte des Maxillare superius eine schief von der Gaumenfläche nach aussen aufsteigende Rinne ein (Fig. 6, 7, 8 *R*), welche vorn zugleich mit dem Ausführungsgange des Jacobson'schen Organs beginnt und deren Einmündungsspalte am Dache der Mundhöhle bei Lacerta eine lyraförmige Figur bildet, wie dies LEYDIG in Figur 102 auf Tafel VIII l. c. wiedergegeben hat. Ich komme auf diese Rinne unten ausführlich zurück, namentlich auf ihr Verhältniss zur Choane und zum Thränencanal. Die Gestalt der eigentlichen Nasenhöhle wird durch die in dieselbe einragende Muschel bestimmt. Ich füge der LEYDIGschen Beschreibung l. c. pag. 94 Folgendes hinzu. Die Muschel beginnt gleich am Anfange der eigentlichen Nasenhöhle als ein vorn niedriger, nach hinten höher werdender Wulst. Derselbe ist mit breiter Basis festgewachsen und nimmt allmälig fast die ganze Höhe der Seitenwand ein. Das Lumen der eigentlichen Nasenhöhle (Fig. 6*N*) gleicht daher auf dem Frontalschnitte anfangs einem nach aussen gebogenen Oval, bald aber einem rechtwinklig um den Wulst geknickten Bande, wobei der abgerundete Scheitel des rechten Winkels in die Ecke zwichen Septum und Boden etwas einspringt; dort findet sich eine vom Vomer gestützte Furche, wie LEYDIG beschreibt (vergl. seine Fig. 141). Der senkrechte Schenkel des rechtwinklig geknickten Bandes ist am oberen Ende rundlich erweitert, der andere Schenkel liegt annähernd horizontal und ist am Ende auch etwas aufgetrieben und nach oben gebogen. Weiter hinten vertieft sich die Nasenhöhle ziemlich plötzlich über die obere Seite des Wulstes hinweg bis an seine Aussenseite; zugleich damit findet natürlich eine erhebliche Vergrösserung des Querdurchmessers der Nasenhöhle statt und die Muschel nimmt statt der Gestalt eines breit aufsitzenden Wulstes die einer schmal angehefteten aber breiten Platte mit dick aufgetriebenem und etwas nach unten gebogenen, freien Rande an (vergl. Fig. 8). (LEYDIG sagt, »mit oberem und unterem aufgekrempten Rande«.) Complicirt wird die Höhlenbildung dadurch, dass die über und nach aussen von der Muschelplatte gelegene Nische eine blinde Ausstülpung aussendet, die sich an der Aussenseite des hinteren Theiles des Muschelwulstes eine Strecke weit nach vorn erstreckt und den Ansatz desselben so gewissermassen unterminirt (vergl. Fig. 7). Die Ansatzstelle der Mu-

Digitized by Google

schelplatte entspricht dem Gesagten nach dem unteren Rande der Ansatzstelle des Muschelwulstes, befindet sich also tief unten an der Seitenwand der Nasenhöhle. Der Querschnitt des verdickten Randes der Muschelplatte ist ungefähr abgerundet rechtwinklig, die Hypotenuse nur wenig mit dem inneren Ende nach unten geneigt und in die oben erwähnte, vom Vomer gestützte Furche eingebogen. Der Querschnitt des Lumens der Nasenhöhle hat in Folge dessen, soweit diese Muschelplatte mit verdicktem Rande reicht, etwa die Form eines Bandes, welches so im Kreis gekrümmt ist, dass das obere Ende das horizontal liegende untere beinahe an der Spitze berührt; doch reicht kurz vor der Choane der horizontal liegende, unter der Muschelplatte gelegene Schenkel weniger weit nach aussen, als der über derselben gelegene und berührt die untere Fläche des plattenförmigen Ansatzes der Muschel nicht mehr; den dadurch gewonnenen Raum nimmt der Grund der oben erwähnten Rinne am Dache der Mundhöhle ein (*R* in Figur 8). Der hintere, frei vorspringende Rand der Muschel, der etwa über der Mitte der Choane gelegen ist, zeigt sich ebenfalls aufgetrieben und geht in den innern Rand abgerundet über. Der plattenartige Ansatz der Muschel erstreckt sich aber noch etwas weiter und verliert sich gegen die Hinterwand; freilich ist er nur an der oberen Seite gegen die Nasenhöhle hin frei, an der unteren Seite erreichte ihn schon vorher, wie oben erwähnt, die untere Nasenhöhlenausbuchtung nicht, an ihre Stelle tritt der Grund der Rinne am Dache der Mundhöhle und der sich aus demselben entwickelnde Thränencanal. Hinten schliesst die Nasenhöhle mit einer flachen Kuppel ab.

Hohes, geschichtetes Riechepithel mit den bekannten, hier nicht näher zu erörternden Eigenschaften findet sich in der eigentlichen Nasenhöhle längs des ganzen Septums bis nahe an den unteren Rand; reicht vom oberen Rande desselben über die Decke hinweg die senkrechte Seite des Muschelwulstes hinab und greift noch um den convexen Rand desselben mehr oder weniger auf die untere Seite herum. Ebenso ist die Ausstülpung der Nasenhöhle nach vorn an der Aussenseite des Muschelwulstes hin, die ich oben beschrieben habe, mit hohem Riechepithel austapezirt. Dagegen tritt im Grunde der über dem Ansatze der Muschelplatte gelegenen Nische der Nasenhöhle ein Streifen niedriges Epithel auf, der auf dem Querschnitte das die oberen Flächen des verdickten Randes der Muschelplatte bekleidende hohe Epithel von dem gleichartigen an der lateralen Wand vollständig abtrennt (vergl. Fig. 8 unter *oN*). Hohes Riechepithel be-

Digitized by Google

sitzt auch die hinterste blinde Kuppel der eigentlichen Nasenhöhlen. Die übrigen Theile derselben zeigen einschichtiges Epithel, das LEYDIG als Flimmer- und Becherzellen charakterisirt hat.

Zur Anatomie des Jacobson'schen Organs muss ich bemerken, dass mir der pilzförmige Wulst am Boden desselben bei Lacerta mit dem Längsdurchmesser nicht, wie LEYDIG will, quer, sondern beinahe sagittal, mit dem vorderen Ende nur ein wenig medianwärts abweichend gestellt zu sein scheint. Sagittalschnitte neben dem Septum, wie LEYDIG einen auf Taf. VIII Fig. 108 seines Saurierwerkes abgebildet hat, können den Wulst nur schief treffen, geben also kein massgebendes Bild für die Beurtheilung der Länge und Breite desselben. Ich stütze meine Behauptung nicht nur auf genaue Modelle und Projectionsfiguren, nach denen der Längsdurchmesser den Breitendurchmesser um das Doppelte und darüber übertrifft, sondern auf die directe Anschauung, da es ein leichtes ist an einem entkalkten und nachher wieder in Alkohol gehärteten Kopfe mit vorsichtigen Rasirmesserschnitten die Decke des Jacobson'schen Organs ohne Verletzung des pilzförmigen Wulstes abzutragen und so von Lage und Gestalt desselben sich zu überzeugen. In LEYDIG's Fig. 110 derselben Tafel scheint mir nach der Lage des Ausführungsganges, das diesem entgegengesetzte Ende des isolirten Organs das vordere (nicht das äussere) und die dem Beschauer zugewendete Seite die mediale (nicht die hintere) zu sein, das Präparat selbst aber der rechten Hälfte des Thieres entnommen zu sein. Die leicht halbmondförmige Spalte am Boden des Jacobson'schen Organs, welche in den Ausführungsgang führt, liegt grösstentheils in einer Vertiefung an der inneren Seite des pilzförmigen Wulstes, zieht sich jedoch auch noch um sein hinteres Ende herum. Die unter dem überhängenden äusseren Rande desselben versteckte Rinne ist mit niedrigem Epithel ausgekleidet, bildet aber keine besonders vertiefte Stelle, die zu dem Ausführungsgange hinführt, wie dies bei andern Sauriern der Fall ist. Dieser Letztere verläuft schräg nach unten und innen und etwas nach vorn, um auf der Mundschleimhaut zugleich mit einer Rinne, die von da aus bis zur Apertura narium interna hinzieht, auszumünden. Die lyraförmige Figur, welche die beiderseitigen Rinnen am Rachengewölbe von Lacerta umschliessen, hat LEYDIG Taf. VIII Fig. 102 abgebildet. Der mit dem Ausführungsgange des Jacobson'schen Organs zusammen an der Mundschleimhaut ausmündende Anfangstheil der Rinne ist medialwärts von diesem gelagert, sehr wenig tief, mit dem Grunde in eine Furche an der

Digitized by Google

untern Seite des Vomer eingelagert und durch eine Falte, in die ein Fortsatz desselben Knochens eintritt, von dem Ausführungsgange geschieden. Hinter dem letzteren richtet sie sich aus ihrer vorher medialwärts aufsteigenden Richtung zur senkrechten auf und wird zugleich tiefer. Ihr erweitertes blindes Ende kommt jetzt seitwärts neben dem Innenrande des Vomer unter die Knorpelkapsel des Jacobsonschen Organs zu liegen, während sie an der äussern Seite ein von dieser Knorpelkapsel herabsteigender Fortsatz begleitet, der sich an den Innenrand des Gaumenastes des Maxillare superius anlehnt (*Km* Fig. 6). Bei Lacerta ist dieser Fortsatz schmal und kurz, er erreicht niemals den Vorderrand der Choane; bei andern Sauriern ist er viel breiter und reicht viel weiter nach rückwärts. Hinter dem Jacobson'schen Organe geht die senkrecht aufsteigende Richtung der Rinne in eine schräg nach aussen gerichtete über, so dass sie bald beinahe horizontal gelagert ist; dabei wird dieselbe ziemlich plötzlich viel tiefer und erstreckt sich unter der ganzen unteren Fläche der Nasenhöhle hin (vergl. *R* Fig. 6, 7, 8). Von unten her schützt sie der Processus palatinus des Maxillare superius, dessen innerer, durch die Anlagerung des erwähnten Knorpels eine Strecke weit ausgezeichneter Rand sich lippenartig unter dem verengerten Eingange in die Rinne hinwegschiebt. Die mediale Hälfte der Decke bildet der Vomer, der Grund der Rinne reicht bis zum untern Rande der knorpligen Seitenwand der Nasenhöhle und weiter hinten bis unter den plattenförmigen Ansatz des Muschelknorpels an die Seitenwand (*Mp* Fig. 8); zwischen Vomer und Knorpel bleibt die Rinne überall eine breite Strecke nur häutig von der Nasenhöhle abgeschlossen. Entsprechend diesem nur häutigen Theile der Decke öffnet sich weiter hinten die eigentliche Nasenhöhle in die obere Seite der Rinne. Ich werde fernerhin diese Oeffnung als »innere Choane« von »der äusseren Choane« unterscheiden, welche letztere den am Dache der Mundhöhle sichtbaren Spalt darstellt, der dem Gesagten gemäss gar nicht direct in die eigentliche Nasenhöhle hineinführt, sondern zuerst in eine schräg zwischen Vomer (Palatinum) und Gaumenast des Maxillare superius nach aussen aufsteigende Rinne, an deren oberer Seite sich die innere Choane findet. Der lateralwärts neben der inneren Choane gelegene Theil der Rinne ist von der eigentlichen Nasenhöhle durch eine dünne bindegewebige Falte geschieden, die von der unteren Seite der Muschel nach innen vorspringt; dieser bis unter den plattenförmigen Ansatz des Muschelknorpels eingesenkte Grund ist es, welcher etwa in der Mitte der Choane sich abtrennt und in den

Digitized by Google

Thränennasengang übergeht. Der letztere hat ganz neuerdings durch M. Weber in Bonn [1]) eine so ausführliche Beschreibung in Bezug auf Verlauf, Wände u. s. f. erfahren, dass ich wohl hier auf diese Arbeit verweisen darf. Der genannte Autor schliesst (pag. 336) mit der Angabe, dass eine in ein Thränenröhrchen bei Lacerta viridis und ocellata eingeführte Borste zunächst nicht in der Choane, sondern erst kurz vor dem Jacobson'schen Organe in der Rachenhöhle zu Tage tritt, und fügt hinzu: dies »ist klar, wenn man bedenkt, dass sie, einmal durch die Choane gelangt, ihre schräge Führungslinie in der Fortsetzung der Rinne zwischen dem stets nach vorn zu schmäler werdenden Gaumenfortsatze des Oberkiefers und dem Vomer beibehält und demgemäss erst am genannten Orte zu Tage tritt; jedoch kann man sie aus dieser Furche leicht bis zur Choane herausziehen«. Ich war auf umgekehrtem Wege zu demselben Resultate gekommen, dass man nämlich, wie ich in der vorläufigen Mittheilung bemerkte, »den Thränencanal der Eidechsen« (frische Köpfe von Lacerta agilis) »mit Leichtigkeit von der Decke der Mundhöhle aus in der Furche sondiren kann, die vorn niedrig, weiter rückwärts immer tiefer werdend den zur Mundhöhle bezogenen Rest der primitiven Gaumenspalte darstellt«. — In den Eingang der beschriebenen Rinne tritt das geschichtete Pflasterepithel der Rachenschleimhaut eine kurze Strecke weit ein; im Uebrigen finde ich den Epithelbelag einschichtig, die Zellen cylindrisch und meist schleimig umgewandelt.

Die beiden knorpligen Nasenkapseln stellen zusammen ungefähr die Hälfte eines Kegels dar, dessen Basis nach hinten und dessen Durchschnittsfläche nach unten gerichtet ist. Der Binnenraum des Halbkegels wird durch das knorplige Septum vollständig in zwei Kammern abgetheilt, die aber mit ihren vorderen kuppelförmig abgerundeten Enden nicht aneinander liegen, sondern divergiren. In den so entstehenden kurzen Internasalraum legt sich der aufsteigende Ast des Intermaxillare ein, ein Verhältniss, das schon bei manchen Urodelen gefunden wird (vergl. Wiedersheim, Kopfskelet der Urodelen Taf. III Fig. 35 Triton viridescens). Gerade da, wo die kuppelförmigen vorderen Enden der beiden Nasenkapseln zu divergiren anfangen, zeigt sich dicht über dem Mundhöhlendache jederseits ein Loch zum Durchtritte des Ramus ethmoidalis des ersten Trigeminusastes (α Fig. 1). Seitlich läuft die Kuppel in zwei den Introitus

[1]) Archiv für Naturgeschichte. Bonn 1877. XLIII. B. I.

Digitized by Google

narium umgürtende Knorpelstreifen aus, von denen der obere den unteren nicht nur nicht erreicht, sondern auch medianwärts gegen ihn zurücktritt (Fig. 1 um *A*). Dies hängt mit der eigenthümlichen Form der Apertura externa zusammen, welche kein einfaches Loch ist, das in die Vorhöhle führt, sondern eine Art Rinne, die an ihrer äusseren und vorderen Seite, eben in der Apertura externa, gegen die Aussenwelt geöffnet ist, und quer nach innen und etwas nach vorn zu der Vorhöhle hinstrebt. Der vordere Rand der kreisförmigen Einmündung dieser Rinne in die Vorhöhle fällt mit dem vorderen Rande der Apertura externa zusammen, der hintere Rand wird eben von dem Vorderrande des sich nach unten herumbiegenden oberen Knorpelfortsatzes und einem von diesem zum Gaumenast des Maxillare superius absteigenden Bindegewebslager gebildet. Dieses Bindegewebslager stellt mit der Aussenfläche des Knorpelfortsatzes zusammen den Grund der Rinne dar. Den Boden der Rinne, sowie den Boden der ganzen Vorhöhle bis zum Vorderrande der Knorpelkapsel des Jacobson'schen Organs bildet der Gaumenast des Maxillare superius, der nur ganz vorn durch den kurzen Processus palatinus des Intermaxillare vertreten wird. Der untere Korpelbogen lagert sich auf die obere Seite des Zahnfortsatzes des Oberkieferbeins auf[1]). Vom Ende desselben ist der Zahnfortsatz des Maxillare superius frei zur Aussenfläche des Jacobsonschen Organs hinübergespannt. Der obere Knorpelbogen ist durch eine Spalte von der mit der Kapsel des Jacobson'schen Organs zusammenhängenden knorpligen Seitenwand der eigentlichen Nasenhöhle getrennt, durch welche der Ausführungsgang der seitlichen Nasendrüse hindurchtritt (vgl. Fig. 1). Letzterer passirt dabei das erwähnte Bindegewebslager, welches sich, nur von der äusseren Haut überzogen — ein aufsteigender Ast des Maxillare sup. beginnt erst zugleich mit der vollständigen knorpeligen Seitenwand — bis zum Hinterrande der eben beschriebenen Spalte erstreckt. Der innere und der hintere Rand des Gaumenfortsatzes des Maxillare superius umfassen zwingenförmig den verdickten, unteren freien Rand des Septums und den vorderen Rand der Knorpelkapsel des Jacobson'schen Organs und treten an beiden Stellen mit der Concha in Nahtverbindung, da

[1]) Ich bin auf diese Verhältnisse hier noch etwas näher eingegangen, als dies von LEYDIG in seiner übrigens sehr richtigen Schilderung l. c. pag. 92, Zeile 7 bis 15 geschieht, weil die Rinne, welche bei Lacerta von der Apertura externa aus nach vorn und innen zur Vorhöhle führt, bei gewissen Arten der Gattung Monitor zu einer langen Röhre, die schon in der Nähe des Auges beginnt, umgebildet ist, wie weiter unten ausführlich beschrieben werden soll.

Digitized by Google

diese nicht nur die obere Seite des Jacobson'schen Organs bedeckt, sondern auch noch über den Bereich desselben hinaus einen dem Septum anliegenden Fortsatz nach vorn aussendet.

Die knorpelige Decke ist über dem hinteren Theile der Vorhöhle und dem vordersten der eigentlichen Nasenhöhle in einem grossen Loche ausgeschnitten, das vom Os nasale zugedeckt wird (*β* Fig. 1). Am Anfange der eigentlichen Nasenhöhle senkt sich die Decke zur Bildung einer vollständigen Seitenwand herab, deren unterer Rand mit der Knorpelkapsel des Jacobson'schen Organs continuirlich ververwachsen ist. Die Grenze bildet aussen eine an der Abbildung des Modelles der knorpligen Nasenkapsel deutlich sichtbare Rinne Fig. 1 bei *). Der Oberfläche des Muschelwulstes folgt die knorpelige Seitenwand der Nase mit einer nach hinten immer tiefer werdenden Einbuchtung, welche von den Knäueln der seitlichen Nasendrüse ausgefüllt und aussen durch den aufsteigenden Ast des Maxillare superius zugedeckt ist (vergl. Fig. 1 mit Fig. 6 *Mw*). Da, wo der Muschelwulst nach hinten in den verdickten Rand der Muschelplatte übergeht, wandelt sich die Einbuchtung der seitlichen Knorpelwand in eine hinten blind geschlossene Röhre um, welche ebenfalls mit Knäueln der seitlichen Nasendrüse von der Einbuchtung her ausgefüllt und mittelst einer dünnen horizontalen Plätte an der Seitenwand befestigt ist. Die knorplige Seitenwand selbst ist sehr unvollständig. Dieselbe erscheint über der Muschelplatte durch ein grosses Loch (*γ* Fig. 1) ausgeschnitten, welches vom Ramus ascendens des Maxillare superius und dem sich darunter wegschiebenden Praefrontale Weber[1]) zugedeckt wird (vergl. dazu bei *γ* Fig. 7 u. 8). Die seitlich neben dem Muschelwulst sich nach vorn erstreckende Ausstülpung der Nasenhöhle liegt in einer flachen, am Innenrande

[1]) Ich folge hier in der Benennung der Knochen Weber, der das bisherige Lacrymale (u. Praefr.) als Praefrontale betrachtet wissen will und als Lacrymale ein kleines mir schon bekanntes Knochenblättchen, das mit seinem Praefrontale das Thränenloch in der Orbita schliesst, anspricht (l. c. pag. 270 u. 271). Ich muss zwar noch die Beweise abwarten, die der Bonner Forscher für seine Namengebung demnächst beizubringen verspricht, ehe ich mich ganz mit derselben einverstanden erklären kann; denn einmal finde ich das Weber'sche Lacrymale bei einer Anzahl Saurier durch einen Fortsatz des Praefrontale ersetzt, zweitens stimmt das Weber'sche Praefrontale mit dem von mir als Lacrymale bei den Urodelen (Wiedersheim, Kopfskelet der Urodelen, Praefrontale *If* Fig. 44, 69, 76 u. s. f.) bezeichneten sehr gut überein; aber die Annahme der Weber'schen Benennungsweise überhob mich einer eigenen Namenswahl und deswegen bin ich ihr hier vorläufig gefolgt.

Digitized by Google

in die Aussenseite der Muschelröhre umbiegenden Knorpelschale, die aussen auch noch durch das Loch γ ausgeschnitten wird, wie Fig. 1 und Fig. 7 lehren. Der Muschelknorpel hat etwa die Form, als wenn die noch weiche Seitenwand der Nasenhöhle mit einem Finger nach hinten und innen eingestülpt wäre, doch so, dass die handschuhfingerförmige Einstülpung lateral mit der Seitenwand in Verbindung geblieben ist; besser aber als dieser naheliegende Vergleich und eine noch so umständliche Beschreibung werden Fig. 1, bei der man durch das Loch γ in die über der Muschel gelegene Nische der Nasenhöhle und auf die Muschelröhre blickt, und die Schnittfiguren 6, 7 u. 8 über das Verhalten der Knorpelwände belehren. Die unter der Muschel gelegene Nische der Nasenhöhle besitzt nur ganz vorn im Bereiche des Muschelwulstes eine knorplige laterale und theilweise auch eine untere Wand (bei *uN* in Fig. 7), weiter nach hinten (*uN* Fig. 8) zieht sich der Knorpel erst von dem Boden und dann auch von der lateralen Seite dieser Gegend zurück, wo sich, wie schon erwähnt, der Grund der Rinne (*R*) zwischen eigentlicher Nasenhöhle und dem Maxillare superius, bis zur Unterfläche des plattenförmigen Ansatzes der knorpeligen Muschelröhre vorschiebt. Zur Kenntniss dieser letzteren ist nachzutragen, dass dieselbe im Ganzen die Form des verdickten Randes der Muschelplatte nachahmt, aber einen kammförmigen vorspringenden innern Rand (Fig. 8) besitzt, den wir bei einigen Brevilinguiern (Scincus, Gongylus u. s. f.) noch viel stärker ausgebildet finden werden. Das Knorpelgewebe dieses Kammes erscheint etwas grosszelliger und nimmt nicht dieselbe dunkle Färbung in Bismarckbraun an, wie dies sonst der Fall ist. Weiter endet der plattenförmige Ansatz der Muschel nicht zugleich mit der Muschelröhre, sondern verlängert sich noch bis zur knorpligen Hinterwand; unter dieser über den Bereich der Muschelröhre etwas nach hinten verlängerten Platte liegt der aus dem Grunde der Rinne (*R*) sich entwickelnde Anfang des Thränencanals. Seine innere Wand bildet ein vom medialen Rande dieser Platte herabsteigender Knorpelfortsatz, der den Thränencanal an der inneren Seite eine Strecke weit nach hinten begleitet, um dann in die horizontale umzubiegen und an seiner unteren Seite zu verlaufen. Er endet frei in der Orbita. Solger hat denselben zuerst erwähnt (Beiträge zur Kenntniss der Nasenwandung und besonders der Nasenmuscheln der Reptilien, Morphol. Jahrbuch I. pag. 482) und Weber ihn einer genauen Beschreibung gewürdigt (l. c. pag. 335 u. 336 und Fig. 13, 14, 15 auf Taf. XIX). Der Ansatz des Fortsatzes an die Muschel-

Digitized by Google

platte liegt dem Gesagten zu Folge nicht ganz in der Flucht der lateralen Nasenwand, sondern etwas medialwärts davon, wie dies auch Fig. 1 (*Kf*) richtig wiedergibt, wo im Uebrigen die Form desselben nur sehr ungefähr herausgekommen ist; namentlich ist das Ende viel zu breit. Die niedrige Seitenwand der über der Muschel befindlichen Nische, die Decke und ein von der Kapsel des Jacobsonschen Organs ausgehender, platter Fortsatz, der neben dem unteren Rande des Septum bei Lacerta ziemlich steil gestellt verläuft (Fig. 6, 7, 8 *Kv*), vereinigen sich in einer flachen Knorpelkuppel zur knorpligen Hinterwand der Nasenhöhle. Diese Knorpelkuppel hängt übrigens innen nicht etwa mit dem Septum zusammen, sondern ihr freier Innenrand ist neben ihm schalenartig nach vorn gebogen, so dass ein Schnitt aus dieser Gegend neben dem Durchschnitt des Septums jederseits einen mit der Convexität gegen dasselbe gebogenen Knorpelstreifen sehen lässt, etwa wie)|(. Kehren wir zur Knorpelkapsel des Jacobson'schen Organs zurück. Dieselbe hat die Form einer nach oben offenen Schüssel, wobei die Innenwand der Schüssel durch den untersten Theil des Septums dieser Gegend vertreten wird; mit diesem ist aber nur die vordere Wand der Knorpelschale continuirlich verbunden, der eigentliche Boden ist vom unteren Rande des Septums durch einen von Bindegeweben ausgefüllten Schlitz getrennt, der auch weiterhin den neben dem Septum vom Jacobson'schen Organ aus rückwärts ziehenden Fortsatz (*Kv*), der wie ich eben erwähnt in die hintere Kuppel der Nasenhöhle übergeht, vom Septum scheidet. Der obere Rand der Knorpelschale ist nach innen umgekrempt, auf ihm lagert die Concha wie auf einem Rahmen; ihr medialer Rand ist am Septum etwas hinaufgeschlagen und sendet einen Fortsatz nach hinten, der noch in Figur 6 bei *c* zu sehen ist. Aehnlich ist auch der laterale Rand etwas aufwärts gebogen. Da wo die Knorpelschüssel nach oben mit andern knorpligen Theilen continuirlich verbunden ist, wie aussen mit der Seitenwand der eigentlichen Nasenhöhle, oder durch andere Theile vertreten wird, wie innen durch das Septum, gibt es natürlich keine eigentlichen überhängenden Ränder, sondern dieselben werden durch vorspringende Leisten vertreten.

Anmerk. Eine vollständigere knorpelige Decke des Jacobson'schen Organs, wie sie FLEISCHER (»Beiträge zu der Entwicklungsgeschichte des Jacobsonschen Organs und zur Anatomie der Nase«. Aus den Sitzungsberichten der physikalisch medicinischen Societät zu Erlangen, 12. November 1877) anzunehmen scheint, kann ich nicht finden. FLEISCHER meint pag. 11: »Dagegen erhält sie sich bei Lacerta« (nämlich die frühere Knorpelkapsel des Jacobson'schen Organs) »auch noch im erwachsenen Zustande in viel grösserer Ausdehnung und

Digitized by Google

ist als dünne Knorpellamelle unter dem Os conchae zu finden«. Meiner Erfahrung nach ist die Concha in keinem Entwicklungsstadium knorplig doublirt. Uebrigens meint vielleicht der Autor mit dem Worte »in viel grösserer Ausdehnung« eben nicht mehr, als den knorpligen Rahmen meiner Darstellung.

Am Boden der Knorpelschüssel für das Jacobson'sche Organ erhebt sich ein den beschriebenen pilzförmigen Wulst stützender Knorpelfortsatz von gleicher Gestalt und Richtung, wie jener. Die Lücke, die sich von der Innenseite um das hintere Ende desselben herumzieht, ist im Knorpel viel breiter als die Spalte in der Schleimhaut. Vor derselben doubliren Vomer und Gaumenast des Maxillare superius den knorpeligen Boden des Jacobson'schen Organs vollständig, beim Beginn der Lücke folgt das Maxillare genau ihrem lateralen Rande, während sie der Vomer von innen und hinten her einengt. Eine aus der Convexität der halbmondförmigen Lücke nach hinten weiter in den knorpligen Boden einschneidende Spalte verdeckt der sich weit nach aussen vorschiebende Vomer vollständig. Unter diesem lagert hier der Grund der, wie ich oben beschrieb, hinter dem Ausführungsgange des Jacobson'schen Organs zur senkrechten aufgerichteten Rinne *R*. Dieselbe wird dabei, wie ich ebenfalls schon bemerkt habe, an der äusseren Seite von einem hakenförmig von der unteren Fläche der Knorpelkapsel ausgehenden Fortsatze begleitet, der sich am Innenrand des Gaumenastes des Maxillare superius, den Eingang in die Rinne lateral und von unten begrenzend, noch eine Strecke weit nach hinten zieht (*Km* Fig. 6 u. 1). Ich vermuthe, dass derselbe, der bei andern Sauriern (Acaloboten z. B.) viel ausgebildeter gefunden wird, mit dem von Solger l. c. pag. 476 für Python tigris beschriebenen identisch ist. Den zweiten Fortsatz, der von der niedrigen Hinterwand der Knorpelschüssel des Jacobson'schen Organs, neben dem unteren Rande des Septum hin, oberhalb des Vomer und Palatinum (*Kv* Fig. 6, 7, 8) nach rückwärts zieht, um endlich in das hintere Ende der die Nasenhöhle umschliessenden Knorpelschale überzugehen, habe ich schon oben abgehandelt.

Aus der knorpligen Hinterwand und Decke der Nasenhöhlen ist jederseits ein dreieckiges Stück (bei ε Fig. 1) ausgeschnitten. Die beiderseitigen dreieckigen Lücken hängen in der Medianebene zusammen, doch sind ihre Ebenen gegen einander geneigt. Wo sich diese Ebenen in der Medianen schneiden, steht das Septum mit freiem Rande in einer schrägen Linie an. In die Räume, welche aus der hintern oberen Ecke der Nasenkapseln jederseits neben der Medianebene durch diese Lücken herausgeschnitten sind, kommen die Bulbi

Digitized by Google

olfactorii und die Anfänge der Riechnerven zu liegen, der Abschluss gegen die Nasenhöhle ist nur häutig. Etwa in der Mitte des Ausschnitts der Hinterwand geht jederseits von demselben ein rundlicher Knorpelbalken unter dem Riechhirn nach rückwärts, die beiderseitigen Knorpelbalken convergiren allmälig und vereinigen sich etwa dem grössten Umfange der Augäpfel entsprechend mit dem oberen Rande des Interorbitalseptums, einer directen Fortsetzung des Nasenseptums, zu einer auf dem Frontalabschnitte Y förmigen Figur.

Bei LEYDIG l. c. pag. 95 bleibt es etwas unentschieden, ob die seitliche Nasendrüse (Nasendrüse JOHANNES MÜLLER's kurzweg), die in dem Muschelwulst und in der Muschelröhre enthalten ist, Ausführungsgänge auf die Schleimhaut dieser Theile aussendet oder nur mit dem Ausführungsgange zusammenhängt, der in die Nasenhöhle gerade an dem vordern Rande der vollständigen Seitenwand, an der Grenze zwischen Vorhöhle und eigentlicher Nasenhöhle, einmündet. Ich kann nach dem Ergebnisse der Schnittserien durch Köpfe erwachsener und noch mehr embryonaler Thiere auf's bestimmteste versichern, dass nur das Letztere der Fall ist. Die Ausführungsgänge, welche, wie dieser ausgezeichnete Beobachter sehr richtig beschreibt, mit schuppig gruppirten Zellen bekleidet das Epithel der Muschel durchbrechen, gehören kleinen Krypten an (*BD* in vielen Figuren), die überall im Bereiche des hohen Riechepithels vorkommen aber auch denselben nirgends überschreiten; ich stehe nicht an dieselben den Bowmann'schen Drüsen der Säuger gleichzusetzen. Uebrigens hat dieselben LEYDIG sehr wohl gesehen und neigt am Ende des Capitels — nach der Betrachtung von Anguis — auch zu der Ansicht, dass sie von den seitlichen Nasendrüsen streng zu scheiden seien. Der Zweifel mag wohl dadurch entstanden sein, dass der Muschelknorpel stellenweise defect ist und dann die Knäuel der seitlichen Nasendrüse dicht unter die Schleimhaut zu liegen kommen. Gerade an dem Eingang der Muschelröhre, da wo sich in der Knorpelkapsel das Loch *δ* befindet, drängen sie, wie Figur 7. beweist, eine Anzahl ihrer Knäuel bis auf das Dach der Nase unter den oberen Rand des Ramus ascendens, das Maxillare und den am meisten nach vorn vorgeschobenen Zipfel des Praefrontale hinauf.

Die jüngsten Embryonen von Lacerta agilis, die ich untersucht habe, halten die Mitte zwischen den von RATHKE (Entwicklungsgeschichte der Natter) auf Tafel VII in Fig. 6 und 7 abgebildeten Köpfen. Die Nasenhöhle öffnet sich in einer verhältnissmässig langen

Digitized by Google

Spalte, die von der Vorderfläche des Gesichts über die abgerundete Kante, die diese von der Gaumenfläche trennt, hinweg auf letztere übergreift (vergl. dazu Fig. 25). Am Gesicht ist sie von aufgewulsteten Rändern umgeben, deren Enden beim Uebergang auf die Gaumenfläche einander genähert sind. Diese nüsternartig aufgetriebenen Ränder werden von den Autoren als innerer und äusserer Nasenfortsatz bezeichnet. Der Oberkieferfortsatz ist anfänglich von der Nasenspalte noch weit entfernt (Fig. 25 *O*), er endigt unter dem Auge hinziehend leicht kolbig angeschwollen. Die Nasenspalte hat einen schräg nach aussen und hinten gerichteten, dabei etwas geknickten Verlauf, über das am Gaumen gelegene, etwas erweiterte Ende derselben legt sich bald der kolbige, vorderste Theil des Oberkieferfortsatzes so hinweg, dass dasselbe bei der Ansicht gerade von unten etwas verdeckt ist. In diesem Stadium ist die Nasenspalte noch ein verhältnissmässig weiter Schlitz, dessen innere Umrandung etwas weiter vorspringt, als die äussere; daher kann man in dem engsten mittleren Theile derselben — ehe sie auf den Gaumen umbiegt, — sehr leicht die grosse, seitlich und etwas nach vorn gewendete Oeffnung in der Innenwand sehen, welche in eine kugelförmige, an der breiten Nasenscheidewand gelegene Ausstülpung der Nasenhöhle führt, — die Anlage des Jacobson'schen Organs (Fig. 25 *J*). Zu bemerken ist, dass der vorderste Theil des Oberkieferfortsatzes von der vordern, unteren Umrandung des Auges schon jetzt durch einen länglichen Wulst, die erste Lidanlage, abgegrenzt ist; doch kann ich auf diese Verhältnisse erst später eingehen, wo ich zur Anlage des Thränennasenganges komme. Die Schnitte ergeben Folgendes über den inneren Bau der Nasenhöhle in unserem Stadium: Das Septum nasale ist noch ganz unverhältnissmässig breit, sein unterer Rand ist der Länge nach gefurcht, der obere zwischen dem Grunde der eigentlichen Nasenhöhlen gelegene Theil ist nicht viel schmäler, als der untere, in dem die Jacobsonschen Ausstülpungen liegen. An jedem Querschnitte der Nasenhöhle unterscheidet man einen oberen, weiten, rundlichen, mit hohem Riechepithel ausgekleideten Theil von einem unteren, schmäleren, mit niedrigem Epithel belegten, der in die Nasenspalte führt. Beide gehen allmälig in einander über. Der untere verschmälerte Theil steigt etwas nach aussen gerichtet ab. Von der lateralen Seite her erscheint der ganze Querschnitt eingebuchtet und im allerhintersten Abschnitte der Nasenhöhle sieht man, dass sich dieselbe um diesen die äussere Wand vorwölbenden Vorsprung hinten herumzieht; auch

Digitized by Google

dieser letzte Theil ist mit hohem Riechepithel ausgekleidet. Diese noch wenig ausgeprägte Vorsprungsbildung an der lateralen Wand, um die sich hinten die Nasenhöhle herumzieht und sie so wenigstens etwas freier erscheinen lässt, repräsentirt die erste Anlage der Muschel. Man sieht, ich verlege die erste Entstehung derselben in ein viel früheres Stadium, als RATHKE in der Entwicklungsgeschichte der Natter pag. 145. Die kugelförmige Ausstülpung der Nasenhöhle in das Septum hinein, die Anlage des Jacobson'schen Organs erstreckt sich jetzt noch beinahe unter der ganzen Tiefe der Nasenhöhle hin, letztere reicht nur wenige Schnitte weiter rückwärts, als der hintere Rand derselben.

Bei ganz jungen Embryonen sah ich die Mündung des Jacobson'schen Organs so sehr nach vorn gewendet, dass sie mehr neben, als in der Oeffnung der Riechgrube erschien, es legt dies die Frage nahe, ob dasselbe aus der Riechgrube ausgestülpt werde, oder vielleicht zugleich mit und neben dieser entstehe und erst später in dieselbe eingesenkt werde.

Die epitheliale Auskleidung des Jacobson'schen Organs besteht bekanntlich aus hohem Riechepithel, das gegen die Oeffnung desselben in einschichtiges übergeht. Bemerkenswerth erschien mir noch, dass bei den jüngeren Embryonen die mit Sinnesepithel überzogene eigentliche Riechgrube, das erweiterte, obere Ende der Nasenhöhle, nach vorn beinahe bis zur Gesichtsfläche reichte, — daher die rundliche Erweiterung, die bei diesen am Gesichtsende der Nasenspalte zu sehen war (Fig. 25), — während bei etwas älteren die ersten Frontalschnitte des nunmehr lineären Eingangs in die Nasenhöhle sich durchaus mit demselben Epithel, wie die äussere Haut, bekleidet zeigten, ein Beweis dafür, dass mit dem weiteren Wachsthume des die Riechgruben bergenden Gesichtstheils nach vorn diese letzteren selbst immer weiter eingesenkt und dass in die zu ihnen führende Spalte die benachbarten Hautstrecken einbezogen werden — zur Bildung der Vorhöhle.

Wenn ich das nächste Stadium mit der Verlegung des mittleren Theiles der Nasenspalte beginnen lasse, so will ich damit natürlich nicht ausschliessen, dass die im Folgenden beschriebenen Veränderungen nicht schon vorher in Andeutungen zu sehen gewesen wären; es ist aber nicht möglich, die zeitlich durcheinander greifenden Vorgänge der Entwicklung an den verschiedenen Theilen in anderer Weise einigermassen übersichtlich zu beschreiben, als dass man sie mehr oder weniger gewaltsam in bestimmte Abschnitte zusammenbringt.

Digitized by Google

Mit der vorschreitenden Verschmälerung und Verlängerung der zu der Riechgrube führenden Nasenspalte werden die Oeffnungen der Jacobson'schen Organe unsichtbar, sie kommen aus ihrer schiefen, nach vorn und aussen gewandten Richtung heraus und stellen sich in eine rein sagittale Ebene ein. Dann sieht man, wie sich die winklig vorspringende Mitte des äusseren Nasenfortsatzes etwa in der Höhe der Oeffnungen des Jacobson'schen Organs immer mehr von dem medialen Rande der Nasenspalte hinwegschiebt; bald darauf legt sie sich an letzteren an und verschmilzt mit demselben (Fig. 27), so dass die vorher einfache Nasenspalte in zwei Offnungen zerfällt: in die Apertura nasalis externa am Gesicht und die primitive Choane am Gaumen. Erstere erscheint jetzt äusserst schmal, spindel- oder halbmondförmig, dabei wächst der mediale Rand derselben mit dem ganzen sich schnabelartig ausbildenden Septum stärker nach vorn, als der laterale, so dass die Spalte selbst in Kurzem mehr nach aussen, als nach vorn gerichtet ist, damit hängt aber die Entstehung der schief nach innen und vorn zum eigentlichen Anfang der Vorhöhle ziehenden Rinne zusammen, wie sie von LEYDIG zuerst beschrieben worden ist. Die untere Hälfte der Nasenspalte, die primitive Choane, wächst gleichzeitig mit in die Länge, bleibt aber weiter; ihr hinteres, stark nach aussen gewendetes Ende hat sich noch mehr unter den kolbenförmig auslaufenden Oberkieferfortsatz versteckt; in ihrem vordersten Theile ist jetzt kurze Zeit von unten her die Mündung des Jacobson'schen Organs zu sehen. Der Oberkieferfortsatz entwickelt sich nun rasch weiter nach vorn bis zum vordern Ende der Choane und wölbt sich dabei mit seiner Innenfläche in diese Spalte hinein und unter derselben hinweg, so dass er sie von unten her fast ganz verdeckt. Dieser vorgewölbte Theil macht sich immer mehr als ein besonderer nach innen vorspringender Wulst geltend, der als erste Andeutung der Gaumenplatte des Oberkiefers aufzufassen ist und dessen Innenfläche in der Flucht der lateralen Wand der Nasenhöhle gelegen ist. Aus den Schnitten lässt sich noch Folgendes constatiren. In die Verwachsungsstelle des inneren und äusseren Nasenfortsatzes, welcher übrigens von aussen noch lange als Furche zu sehen ist, zieht sich das Epithel zugespitzt von allen Seiten tief hinein; die mit einander verschmolzenen Bindegewebslagen sind ausserordentlich kernreich. Dadurch, dass der Oberkieferfortsatz weiter nach vorn ausgewachsen ist und längs der ganzen Choane, wie eben beschrieben, mit einem aus seiner Innenfläche vorragenden Wulste, an der Bildung des unteren Theiles der

Digitized by Google

Aussenwand der Nasenhöhle sich betheiligt, erscheint das untere Ende des im Ganzen etwa birnförmigen Querschnittes der Nasenhöhlen scharf nach innen abgeknickt (Fig. 23). Der Wulst an der Innenseite des Oberkieferfortsatzes beginnt oberhalb der breiten aber noch sehr niedrigen Zahnleiste. Der Abknickung des unteren Endes des Querschnittes entspricht in der Nasenhöhle selbst eine zwischen dem Gaumenwulste des Oberkiefers und dem Muschelwulste an der Aussenwand gelegenen Rinne, die sich mit der weiteren Ausbildung der sie begrenzenden Vorsprünge mehr und mehr vertieft; der Eingang in dieselbe liegt der Oeffnung des Jacobson'schen Organs gegenüber, aber etwas tiefer, als diese (*sr* Fig. 23). Die Oeffnungen der Jacobson'schen Organe in die Nasenhöhle sind inzwischen durch das Vorwachsen der sie begrenzenden Ränder, namentlich des oberen, viel enger geworden. Das hintere Ende des Muschelwulstes ragt freier heraus; die mit hohem Riechepithel bekleidete Nasengrube umgibt denselben nicht bloss von hinten, sondern greift auch eine kurze Strecke weit an seiner oberen und äusseren Seite herum, um von hier aus an seiner Aussenseite eine blinde Ausstülpung nach vorn zu senden. Der späterhin längste, jetzt aber verhältnissmässig kürzeste Abschnitt der Muschel, in welchem dieselbe eine schmal angeheftete Platte mit verdicktem Rande darstellt, ist jetzt noch nicht quer nach innen, sondern nach innen und oben gerichtet; die Anheftung selbst im Vergleich zu dem verdickten Rande, lange nicht so schmal, wie späterhin [1]). In den Anfang dieses Stadiums fällt auch das erste Auftreten von Knorpel in der Ethmoidalgegend. Der Ablagerung der eigentlichen hyalinen Grundsubstanz geht regelmässig eine Verdichtung

---

[1]) Die eben gegebene Darstellung von der Scheidung der Apertura nasalis externa und der Choane weicht von der, welche die meisten der übrigen Autoren für die höheren Amnioten geben, nur darin ab, dass bei letzteren es nicht der äussere Nasenfortsatz, sondern die Spitze des Oberkieferfortsatzes sein soll, die sich mit dem inneren Nasenfortsatze vereinigt; nur RATHKE (Natter pag. 86 u. 87) lässt zuerst die Enden seines »Nasendaches« sich berühren und verschmelzen, während später erst das Ende des Ober- und Zwischenkieferfortsatzes mit einander verwachsen. Unter Nasendach versteht er, wenn ich seine Darstellung richtig aufgefasst habe, die nüsternartig aufgetriebene Umrandung des Nasenschlitzes. Ich weiss nicht, ob sich der Oberkieferfortsatz über das Ende des äusseren Nasenfortsatzes nach innen wegschiebt, wenigstens ist derselbe (*aN*) nach der Verschmelzung mit dem inneren (*iN* Fig. 27 und 26) noch lange als ein schmaler Wulst neben dem Ende des Oberkieferfortsatzes zu sehen. Für die Entscheidung dieser Frage fehlte mir gerade, als ich an dieselbe herantrat, ein passendes Stadium. Auf den Vergleich mit den Amphibien komme ich am Schlusse zurück.

Digitized by Google

des betreffenden embryonalen Schleimgewebes durch eine starke Anhäufung von Kernen in demselben voraus, näher auf die Eigenthümlichkeiten des »prächondralen Gewebes« einzugehen, ist hier nicht der Ort. Die Entwicklung des Knorpels geht in der Richtung von hinten nach vorn vor sich. Zuerst erscheinen nach innen und unten von den am tiefsten eingesenkten, zwischen den Augen gelegenen Enden der Riechgruben nahe am Boden der Mundhöhle neben einander zwei auf den Frontalschnitten rechtwinklig dreieckige Streifen verdichteten Gewebes. Weiter nach hinten unter dem Riechhirn, in dem jetzt noch unverhältnissmässig breiten und niedrigen Interorbitalseptum, sind die Streifen bedeutend massiger und zeigen schon deutliche hyaline Knorpelgrundsubstanz. Das zwischen beiden liegende Gewebe erscheint schon kernreicher, als das umliegende Schleimgewebe. Vorn convergiren die Streifen und sind von dem zwischenliegenden, kernreichen Gewebe weniger deutlich getrennt. Am hintern Umfange des Jacobson'schen Organs erscheinen sie als zwei demselben anliegende Halbmonde, weiterhin verlieren sie sich in dem etwas verdichteten, auf dem Frontalschnitte dreieckigen Gewebszuge, der zwischen den Jacobson'schen Organen nach vorn zieht. Dieses Stadium der Entwicklung, in welchem die Knorpelanlagen des Ethmoidalschädels durch zwei auf dem Querschnitte annähernd dreieckige Balken repräsentirt werden, die nahe über dem Dache der Mundhöhle nach innen und unten von den Riechgruben convergirend nach vorn ziehen, trifft man noch vor dem Abschlusse der Apertura externa von der Choane; dasselbe dauert aber nur kurze Zeit und wird auch gar nicht in der ganzen Länge des Ethmoidalschädels durchgeführt. Schon bei wenig älteren Thieren rücken die beiden Knorpelstreifen zusammen und verschmelzen zu einem unter dem Riechhirne und hinterem Theile der Nasenhöhlen länglich viereckigen, zwischen den Jacobson'schen Organen aber spitzwinklig dreieckigen Balken, der sich immer weiter nach vorn erstreckt und zugleich höher wird, so dass er am Ende der besprochenen Periode etwa bis zum Vorderrande der Jacobson'schen Organe reicht (vergl. Fig. 23). In dem vorderen Theile der Ethmoidalregion kommt es also gar nicht erst zur Anlage zweier getrennter, unter und zwischen den Nasenhöhlen hinlaufender Balken, sondern das Septum wächst als einheitlicher Streif in denselben hinein.

Bei einem kaum älteren Embryo, als der eben beschriebene war, fand ich die erste Anlage des Thränennasenganges. Wir müssen zum Verständniss derselben auf Fig. 26, die den Kopf eines etwa

Digitized by Google

22 mm langen Embryos von Lacerta agilis von unten und der Seite gesehen darstellt, etwas näher eingehen. Das abgerundete, breite, vordere Ende des Oberkieferfortsatzes grenzt nach vorn in einer seichten Rinne an den äussern Nasenfortsatz (Nasendach, RATHKE), während zwischen seinem oberen Rande und dem Auge ein deutlich sich hervorhebenden Wulst (*L* Fig. 26) sichtbar ist, gegen den er sich in einer ziemlich scharfen Rinne absetzt. Ebenso scharf und tief ist die Abgrenzung dieses Wulstes nach hinten, während er nach vorn unbestimmter in das an das Auge anstossende Nasendach ausgeht. Hinter diesem Wulste ist am Augenrande des Oberkieferfortsatzes nur ein schwach erhabener Streif abgesetzt, der nach hinten zu einen immer grösseren Theil der Gesichtsfläche des Oberkieferfortsatzes einnimmt. Die zunächst hinter dem Wulste folgende Strecke ist besonders flach, weiter rückwärts wird die Erhebung wieder merklicher, wie dies Figur 26 richtig wiedergibt. Der scharf abgehobene Wulst, der sich von der vorderen Umrandung des Augapfels weg an der unteren Seite herumzieht, und dessen obere Grenze nicht ganz in eine Horizontallinie mit dem unteren Ende der Apertura nasalis externa fällt, ist die erste Anlage des Augenlides. Gerade im Grunde der Rinne, durch welche der Augenlidwulst in seiner jetzigen Ausdehnung scharf vom Oberkieferfortsatze geschieden wird, findet man auf den Schnitten eine leistenartige Einwachsung des Epithels, die die erste Anlage des Thränennasenganges darstellt (vgl. Fig. 23 *E*). Es ist in Figur 26 ohne Weiteres klar, dass man die Leiste auf Frontalschnitten nicht rein quer, sondern leicht beinahe parallel zu ihrer Länge trifft; es kostete daher einigen Aufwand an Modellen, ehe ich im Stande war, die Lage der Leiste genau zu bestimmen. Ob die Epitheleinwachsung auch in die den scharf abgesetzten Lidwulst nach hinten begrenzende Furche eingeht, vermag ich aber auch so nicht ganz sicher zu entscheiden. Um die Thränencanalleiste herum finde ich schon zeitig eine geringe Vermehrung der Kerne des embryonalen Bindegewebes, wie sie sich ähnlich auch in der Umgebung der Zahnleiste ausbildet. Auf den Frontalschnitten erscheint die Leiste natürlich als ein vom Epithel in das Bindegewebe eingesenkter Zapfen der zuerst etwas nach oben gerichtet ist (Fig. 23 *E*). Obgleich man die Tiefe desselben nur sehr vorsichtig beurtheilen kann, da die scheinbare Länge auf den Schnitten allzusehr von der Schnittrichtung abhängig ist, lässt sich doch soviel mit Sicherheit aussagen, dass der Epithelzapfen anfäng-

Digitized by Google

lich gleichmässiger breit, aber weniger tief eingesenkt ist, als späterhin. Zu äusserst besteht derselbe aus einer continuirlichen Lage hoher Cylinderzellen, die direct mit der tiefsten Schicht der Epidermis zusammenhängt. Die Epidermis ist zu dieser Zeit selbst nur zweischichtig, eine Schicht besteht aus hohen Cylindern, die andere aus darüber gelagerten Platten. In dem Zapfen sitzen die Cylinderzellen auf einer sehr scharf gezeichneten Basementmembran. Zwischen den Cylinderzellen findet sich eine anfänglich breite, fädlich- körnige Lage mit Kernen; scharfe Zellgrenzen waren nach den angewandten Reagentien nirgends sehr deutlich zu erkennen. Der Zapfen geht, wie schon aus dem Obigen erhellt, von einer Vertiefung aus, die dem Querschnitte der Furche zwischen Oberkieferfortsatz und Augenlidwulst entspricht, am vorderen Ende überschreitet er späterhin das Gebiet derselben und findet sich in ein oder zwei Schnitten in der seichten Vertiefung zwischen Oberkieferfortsatz und Nasendach; hinten weicht der Ansatz des Zapfens mitunter etwas aus der Furche nach unten heraus, auf ein solches Bild bezog sich die Notiz in der vorläufigen Mittheilung. Bei etwas älteren Thieren hat das tiefer eingesenkte Ende des Zapfens sich kreisförmig verdickt; dasselbe ist durch einen verschmälerten Hals, in dem nur wenige langgestreckte Spindelzellen zwischen den Cylinderzellen Platz haben, mit der Epidermis verbunden. In dem verdickten kreisförmigen Ende traf ich in einzelnen Schnitten ein unregelmässiges Lumen, das von aus ihrer Lage gerissenen Zellen begrenzt erschien, ich bin geneigt dasselbe für ein Artefact zu halten. Feine, verschieden verlaufende Spältchen sieht man an dünnen Schnitten häufig zwischen den Zellen des Zapfens, namentlich oft zwischen den geschlossenen Enden der Cylinderzellen. Sie dürfen aber ebensowenig als Anfänge von Lumenbildung gedeutet werden, wie in den Zahnleisten, wo sie ebenfalls anzutreffen sind. Sie entstehen offenbar nur durch die Zerrungen, denen beim Schneiden, Auflegen u. s. f. die locker verbundenen Epithelzellen unvermeidlich ausgesetzt sind. — Man könnte die Ansicht vertheidigen, dass es sich hier um gar keine selbständige Einwachsung des Epithels ins Bindegewebe handle, sondern dass beim Wachsthum die einander zugewendeten Seiten des Lid- und Oberkieferwulstes sich successive aneinander legten und miteinander verschmölzen und so das Bild einer ins Bindegewebe eingewucherten Epithelleiste hervorbrächten. Aber abgesehen davon, dass dieser Erklärungsversuch ein ungleichmässiges Wachsthum des Epithels und des Bindegewebes voraussetzt, eine Annahme, die ziemlich auf dasselbe her-

Digitized by Google

auskäme, wie die oben vertretene Anschauung, widerspricht ihr direct, dass die Epithelleiste gar nicht ganz an den Bereich der Furche zwischen jenen beiden Wülsten gebunden ist, sondern denselben, wie oben schon gesagt, nach vorn hin etwas überschreitet. Auch müsste dann der Grund der Furche, von dem die Epitheleinwachsung ausgeht, ein scharfer sein; derselbe wird aber auf günstigen Schnitten ausgerundet gesehen, wenn auch nicht so flach, als der Grund der Furche, von der die Zahnleiste ausgeht; dies entspricht dem Umstande, dass die Wülste an der Innenseite des Oberkiefers, zwischen denen letztere liegt, viel niedriger sind. Also so wenig, wie auf die Zahnleiste, passt die zuletzt angeregte Erklärungsweise auf die leistenförmige Anlage des Thränennasenganges.

In der folgenden Zeit wächst der ganze Nasentheil mehr zwischen den Augen hervor, zugleich verlieren sich allmälig die beschriebenen Reliefs der Hautoberfläche. Die Verwachsung des äusseren und inneren Nasenfortsatzes wird breiter, die Furche, welche die Stelle der Verwachsung zuerst bezeichnete gleicht sich aus; auch die Rundung, mit der die verschmolzenen Enden beider Fortsätze bisher von der Gesichts- auf die Gaumenfläche übergingen, macht einer schärferen Abgrenzung Platz. Zuerst entwickeln sich an der Grenze zwischen Gaumen- und Gesichtsfläche des Zwischenkiefers zwei durch eine seichte Furche von einander getrennte, quer gelagerte Wülste, weiter schiebt sich als eine schmale Erhebung eine ähnliche Auftreibung am äusseren Nasenfortsatze zwischen diese und das Ende des verschmälerten unteren Randes des Oberkieferfortsatzes ein [1]). Mit der Zeit gehen diese Erhebungen in einander über und wandeln sich in die oberen Lippenleisten um. Hinter den beiden Wülsten des Zwischenkiefers bemerkt man an der Gaumenfläche zwei nebeneinander liegende, halbkuglige Anschwellungen, die durch eine Art Zäpfchen von einander getrennt sind (*J* Fig. 27), diese sind auf die darüber liegenden kugligen Jacobson'schen Organe zu beziehen, dahinter ist die Gaumenfläche ziemlich plan. RATHKE hat diese kugligen Erhabenheiten von der Natter beschrieben und auf Taf. VII Fig. 7, 8, 9 abgebildet, er zeichnet auf der Höhe derselben die Ausmündungsstellen der Jacobson'schen Organe; bei der Eidechse sind dieselben jedenfalls dort nicht zu suchen. Während sich der untere Rand des Oberkieferfortsatzes zu der seitlichen Lippenleiste verschmälert, ist der Wulst, den ich oben erwähnte, aus seiner Innen-

[1]) Vergl. dazu die Anmerkung auf pag. 81.

Digitized by Google

fläche weiter medialwärts vorgewachsen, zugleich wird er immer breiter und dünner und nimmt mehr und mehr das Aussehen einer Platte an. Er schiebt sich von unten her über die primitive Choane, welche mit dem starken Längenwachsthum des Ethmoidaltheiles an Ausdehnung von vorn nach hinten gewonnen hat, weg, und verengert dieselbe so sehr, dass sie jetzt als schmale Furche erscheint, über deren Durchgängigkeit zur Nasenhöhle nicht mehr, wie bisher, der Augenschein, sondern erst eine nähere Untersuchung belehren kann. Die beiden Choanen liegen jetzt in zwei wenig nach hinten divergirenden, ziemlich geraden Linien am Dache der Mundhöhle, doch macht sich schon früh hinter dem vorderen Ende derselben eine geringe Annäherung aneinander geltend, die mit der zunehmenden Breite der Gaumenplatte immer merklicher wird, so dass am Ende das von den beiden Furchen umschlossene Mittelfeld bei Lacerta eine Lyraform erhält, wie dies LEYDIG l. c. Tafel VIII Fig. 102 wiedergegeben hat. An der Hautoberfläche verliert sich die nüsternartige Auftreibung, die die sogenannten Nasenfortsätze um die Apertura nasalis externa bilden, fast vollständig; auch von der seichten Furche, welche das Ende des Oberkieferfortsatzes vom Nasendache (RATHKE) trennte, ist sehr bald kaum mehr etwas zu sehen. Der Lidwulst hat sich jetzt um das ganze Auge herum erhoben, gleichzeitig aber wird er dünner und legt sich an den Augapfel an; doch ist an der äusseren Fläche desselben an der Stelle, wo mit einem scharf abgegrenzten Wulste, der in so charakteristischen Beziehungen zur Anlage des Thränennasenganges stand, die Lidbildung begann, noch lange eine wenigstens nach vorn deutliche Erhebung zu bemerken.

So habe ich die äusserlich sichtbaren Veränderungen in einem Zuge bis zu dem Punkte dargestellt, wo sich der Nasentheil des Kopfes bis auf einzelne Abweichungen fast nur noch in seinen Dimensionen von dem des Erwachsenen unterscheidet. Bei der Schilderung der inneren Verhältnisse muss ich einige Stationen machen. Zuerst gehe ich bis zur Verbindung der leistenförmigen Anlage des Thränennasenganges mit der Nasenhöhle. Mit der Ausdehnung der Verklebungsstelle des innern und äusseren Nasenfortsatzes und mit dem ausgiebigen Längenwachsthum gewinnt der Einführungsgang zur Riechgrube, — Vorhöhle LEYDIG's — dessen Entstehungsweise ich oben angegeben habe, bedeutend an Länge. Dabei erleidet sein Epithelüberzug eine charakteristische Veränderung; während er sich bisher zweischichtig, wie die Epidermis der die Apertura externa

Digitized by Google

umgebenden Haut, zeigte, wird er jetzt mehrschichtig und allmälig so dick, dass das Lumen der Vorhöhle zu dieser Zeit — und noch lange nachher bis gegen das Ende des Eilebens — minimal klein gefunden wird. Die Choane hat sich durch das Wachsthum und die Umbildung des Zwischenkiefertheiles weiter vom Vorderrande der Gaumenfläche entfernt. Aus ihr zieht eine seichte Furche nach vorn auf die Gaumenfläche des Zwischenkiefers hinauf. In dem vordersten Theile der Choane mündet nach wie vor das Jacobson'sche Organ; doch hat dasselbe sowohl in Bezug auf seine räumlichen Verhältnisse, als auch auf die Richtung und Form seiner Einmündung erhebliche Veränderungen erfahren. Während in den zuerst geschilderten Stadien der Breitenunterschied zwischen dem oberen Theile des Septums, der die Riechgruben von einander trennt, und dem unteren, welcher das Jacobson'sche Organ enthält, nicht sehr gross war, wird derselbe jetzt immer augenfälliger; dies kommt einmal auf Rechnung einer unläugbaren Verschmälerung des oberen Theiles des Septums, das, wie es an Höhe zunimmt, an Breite verliert, zum bei weitem grösseren Theile aber auf Rechnung einer sehr bedeutenden Breitenzunahme des Jacobson'schen Organs, dem natürlich auch eine Verbreiterung des dasselbe einschliessenden, unteren Theiles des Septums entspricht. Das Endergebniss dieser Veränderung lässt sich so zusammenfassen: anfangs liegt das Jacobson'sche Organ nach innen und unten von der eigentlichen Nasenhöhle, späterhin liegt es in voller Breite direct unter ihr. Die vorgewölbte Aussenwand des Jacobson'schen Organs drängt sich dabei mit der oberen Kante in den breiten Anfangstheil der Rinne (*sr*) ein, die sich, wie ich oben erwähnte, dadurch bildet, dass von der Innenfläche des Oberkiefers ein Wulst nach innen vorzuwachsen beginnt (Gaumenplatte), während auch der darüber liegende Theil der Nasenhöhlenwand eingebuchtet wird (Anfang des Muschelwulstes). Schärfer wird diese Rinne noch dadurch, dass am unteren Rande des breiten Muschelwulstes noch ein umschriebener Höcker nach unten und innen vorspringt, der die Rinne von oben her begrenzt. An der Einmündungsstelle des Jacobson'schen Organs ist während dessen die dieselbe von oben her begrenzende Falte stärker gewachsen, als die übrige Umrandung, so dass die Oeffnung nicht mehr rein lateralwärts, sondern in immer zunehmender Weise nach unten sieht (vergl. Fig. 24). Weiter hat sich von der vorderen unteren Umrandung dieses Loches her ein pilzförmiger, epithelbekleideter Auswuchs erhoben (*w J* Fig. 24), der das

Digitized by Google

vorher einfach rundliche Loch in eine halbmondförmige Spalte umwandelt, die von der Aussenseite desselben um seine hintere Peripherie bis an die innere Seite herumläuft. Auch der Theil der Nasenhöhle, der hinter dem Jacobson'schen Organ liegt, ist stark in die Länge gewachsen und in ihm hat sich der freier hervorragende Theil der Muschel beträchtlich entwickelt; doch ist immer noch der später längste Abschnitt, in dem sie eine dünne ansitzende Platte mit verdicktem Rande darstellt, im Verhältnisse zu dem durch die Ausbuchtung der über der Muschel gelegenen Nische nach vorn von aussen unterminirten Wulste sehr kurz [1]).

Inzwischen ist das Septum seiner ganzen Länge nach deutlich hyalinknorplig geworden. Sein Querschnitt ist überall der eines sehr spitzwinkligen Dreiecks, dessen Basis nach unten gekehrt und der Gaumenfläche parallel gestellt ist. Nach vorn umwächst es mit zwei Schalen die Vorhöhlen; aus dem oberen Rande entwickeln sich zwei vorn ziemlich senkrecht gestellte, hinten horizontal liegende Knorpelstreifen (vgl. Fig. 24), die über den nach oben gewendeten, blinden Grund der Nasenhöhlen wegziehen, vorläufig aber nicht über dessen grösste Convexität nach aussen reichen. Vorn hängen dieselben natürlich mit den Knorpelschalen der Vorhöhlen continuirlich zusammen. Vom untern Rande des Septums aus wächst der Knorpel um den vorderen und den angrenzenden unteren Theil des Jacobson'schen Organs herum, so dass dieses vorn in einer vom Septum gelieferten, unvollständigen Schale liegt.

Das vordere Ende des eingesenkten, verdickten Randes der Thränencanalleiste sprosst jetzt quer nach innen und zugleich etwas nach hinten durch das weiche embryonale Bindegewebe hindurch; dabei stösst es sehr bald auf den Grund des vorderen Theiles der Rinne (*sr*) an der seitlichen Nasenwand, die ich oben beschrieben, und tritt mit dem Epithel derselben in Verbindung (vergl. *E* Fig. 24). Ueber die Frage, ob dabei schon in der ganzen Länge der Thränencanalanlage ein Lumen vorhanden ist oder nicht, kann ich nichts Bestimmtes aussagen; in dem durchgewachsenen vorderen Ende fand sich meist eine freilich unregelmässig begrenzte Lücke vor. Die in ihrer

[1]) Damit hängt zusammen, dass die Gestalt der Muschel mit der Schnittrichtung variirt; weichen die Schnitte mit ihrem oberen Rande aus der Frontalen (⊥ auf die Gaumenfläche) stark nach vorn ab, so kann es scheinen, als sei die Muschel ein von der oberen Wand herabhängender Wulst; weichen sie im umgekehrten Sinne ab, so erscheint das freiere, an die Seitenwand angeheftete Stück der Muschel länger.

Digitized by Google

ganzen Länge noch vorhandene Epithelleiste ist also jetzt an ihrem vorderen Ende mit der Nasenhöhle verbunden und zwar liegt diese Verbindung mit der Rinne an der lateralen Wand der Nasenhöhle gegenüber der Einmündung des Jacobson'schen Organs oder sogar noch etwas vor derselben. Der Verlauf des Verbindungsstranges ist ein beinahe frontaler, daher die Möglichkeit ihn auf einem Frontalschnitt in seiner ganzen Länge zu treffen, wie in Fig. 24.

Das folgende Stadium ist durch den allmäligen Verschluss der Choane der in der Richtung von vorn nach hinten fortschreitet, charakterisirt. Dabei ist Folgendes zu beachten: Das Längenwachsthum der verschiedenen Abtheilungen der Nasenhöhle ist kein gleichmässiges; es bleibt das Jacobson'sche Organ, welches sich anfänglich fast unter der ganzen eigentlichen Nasenhöhle hin erstreckte, im Längenwachsthum hinter letzterer zurück; so kommt es, dass späterhin die Vorhöhle über dem grössten Theile des Jacobson'schen Organs gelegen ist, während nur der vorderste Abschnitt der eigentlichen Nasenhöhle mit dem Muschelwulste bis über den hinteren, kleineren Theil desselben hinaufreicht und der grössere Abschnitt der Riechgrube mit der freien Muschel einen immer mehr an Ausdehnung zunehmenden, besonderen, hinter dem Jacobson'schen Organe gelegenen Raum bildet. Aeusserlich drückt sich dies dadurch aus, dass die Höhe des Nasentheils des Gesichts im Verhältniss zur Länge im Laufe der Entwicklung immer kleiner wird; der zwischen den Augen hervorragende Theil des Gesichts erscheint späterhin länger aber nicht in gleichem Verhältniss höher als vorher. Dafür nimmt das Jacobson'sche Organ an Breite noch auffälliger zu; seine Seitenfläche drängt sich mit einer scharfen Kante weiter in die Rinne an der Seitenwand der Nasenhöhle, welche durch die zunehmende Verbreiterung der Gaumenplatte des Oberkiefers an Tiefe noch gewonnen hat, ein, wobei gleichzeitig die von der Choane nach aufwärts in die Nasenhöhle führende Spalte noch schräger ansteigt. Demnächst legen sich im vordersten Theile der Choanenspalte die Seitenfläche des Jacobson'schen Organs bis zum oberen Rande hinauf und die innere Fläche des Oberkieferfortsatzes an einander an und verschmelzen soweit, dass in einem gewissen Stadium die Choane gleich mit dem Eingange ins Jacobson'sche Organ beginnt. Dann schreitet die Verlegung der primitiven Choane nach hinten weiter vor und zwar so, dass nur der Theil des Choanenschlitzes offen bleibt, welcher zu der Spalte im Boden des Jacobson'schen Organs führt; davor, darüber und dahinter ist die Verschmelzung bis zum oberen Rande des

Digitized by Google

Jacobson'schen Organs und an der Seitenwand bis zur oberen Wand der Rinne, also bis zum unteren Rande des Muschelwulstes, eine vollständige. Die Factoren, die hierbei bestimmend einwirken, sind offenbar die gegen einander wirkenden Wachsthumsrichtungen des Jacobson'schen Organs, das sich nach aussen zu verbreitern strebt und die in entgegengesetzter Richtung nach innen vordrängende Gaumenplatte des Oberkiefers; dadurch wird der zwischen beiden befindliche Theil der Choanenspalte verlegt. Es lassen sich hierfür eine Reihe mehr oder weniger directer Beweise beibringen. Bei allen Sauriern — Crassilinguiern —, bei denen das Wachsthum der Gaumenplatte nach innen so gering ist, dass die Figur des zwischen den Choanen befindlichen Mittelfeldes sich hinter der Ausmündung der Jacobson'schen Organe nicht verschmälert (Lyraform bei Lacerten und Scincen), sondern eher verbreitert (ovale Form), bleibt die zu der Ausmündung der Jacobson'schen Organe führende Choanenspalte in ihrer ganzen Länge offen und wird nur nach oben hin, gegen die Nasenhöhle, abgeschlossen. Der bei Lacerta gangartige Rest der Choanenspalte, welcher ringsum abgeschlossen zum Jacobson'schen Organe führt, wird aus seiner ursprünglich schräg nach aussen aufsteigenden Richtung offenbar durch den nach innen drängenden Gaumenfortsatz abgedrängt; es wird ihm die Richtung nach innen und oben gegeben. Während vorher die Oeffnung des Jacobson'schen Organs von der Aussenseite des Wulstes am Boden desselben um die hintere Peripherie bis zur Innenseite dieses herumzog, verlegt sie sich jetzt in ihrem lateralen Theile vollständig; durch das fortschreitende Längenwachsthum des Wulstes erscheint späterhin selbst der um die hintere Peripherie gebogene Theil im Verhältniss zu dem an der Innenseite gelegenen kurz. Von dem Ausführungsgange des Jacobson'schen Organs an nach hinten ist die Verlegung der Choanenspalte keine ganz vollständige, sondern an der Rachenschleimhaut bleibt ein Rest derselben übrig, dessen Lumen sich aber verschliesst und der sich in Folge dessen jetzt wie eine gegen den hinteren Rand des Jacobson'schen Organs an Höhe zunehmende Epithelleiste ausnimmt; dabei macht sich auch an ihm eine Wirkung des hinter dem Ausführungsgange des Jacobson'schen Organs am stärksten nach innen drängenden Gaumenfortsatzes des Oberkiefers geltend, indem er dicht hinter jenem gerade aufgerichtet erscheint, und erst unter dem hinteren Umfang des Jacobson'schen Organs sich nach aussen umbiegt. Eine Fortsetzung nach vorn erhält dieser jetzt verschlossene, späterhin aber wieder geöffnete Rest der primitiven Gaumenspalte dadurch,

Digitized by Google

dass sich innen neben der Einmündung des vom Jacobson'schen Organ absteigenden Ganges eine vorerst ebenfalls solide, später geöffnete, leistenartige Epitheleinwachsung von geringer Grösse bildet. Hinter dem Jacobson'schen Organe, wo der Seitendruck desselben fehlt, findet nur ein Verschluss, keine Verlegung der Choanenspalte statt, d. h. der untere seitwärts verbreiterte Rand des Septums verbindet sich in einer grösseren Länge mit dem Höcker, den ich oben als obere Begrenzung der Rinne (*sr*) an der Seitenwand der Nase am unteren Rande der Muschel beschrieben habe; die unter dieser Verwachsungsstelle schräg nach aussen aufsteigende Choanenspalte bleibt als Rinne erhalten. Anfänglich ist dieser tiefe hintere Theil der Rinne (*R*), welche von dem Ausführungsgange des Jacobson'schen Organs an am Dache der Mundhöhle nach hinten verläuft, sehr kurz, so noch bei einem 29 mm langen Embryo, da aber gerade der hinter dem Jacobson'schen Organe gelegene Theil der Nasenhöhle, wie ich oben betont, jetzt besonders stark in die Länge wächst, nimmt auch der von der Nasenhöhle abgeschlossene Theil der Choanenspalte bedeutend an Länge zu. Doch reicht die Verwachsung natürlich nicht bis zum hinteren Ende der Nasenhöhle, sondern es bleibt noch ein Theil der primitiven Gaumenspalte, als Choane, offen. Man unterscheidet an derselben auf den Frontalschnitten einen schräg aufsteigenden, zur eigentlichen Nasenhöhle führenden Gang, der in directer Fortsetzung der gegen die Nasenhöhle abgeschlossenen Rinne (*R*) liegt, was aus dem vorher Gesagten leicht verständlich ist; die Oeffnung desselben in die Rachenhöhle, die von der Oeffnung, die in die Rinne (*R*) führt, nicht scharf abgegrenzt ist, nannte ich »äussere Choane«; in seine obere Seite mündet die Nasenhöhle in der »inneren Choane« ein. Letztere nimmt nicht die ganze Breite der oberen Seite der schräg aufsteigenden Spalte ein, sondern der laterale, blinde Grund wird durch einen Höcker, der vom unteren Rande der Muschel nach innen — als lateraler Rand der inneren Choane — vorspringt, nach oben gegen die Nasenhöhle abgeschlossen; dieser Wulst nimmt bei Lacerta späterhin das Aussehen einer breiteren aber dünnen, horizontalen Platte an. So ist es auch an diesem merklich, dass im Verlaufe der weiteren Entwicklung die Wände der Nasenhöhlen und ihrer Adnexa, sowie alle Vorsprünge in dieselben im Verhältniss zum Lumen immer mehr an Dicke abnehmen, immer dünner, plattenartiger werden.

Anm. Die gegebene Darstellung stimmt mit der RATHKE'schen (Entwicklungsgeschichte der Natter pag. 144 §. 55 und Taf. VII Fig. 7, 8, 9) wohl in

Digitized by Google

den Hauptzügen überein. Fleischer fasst sich l. c. p. 10 sehr kurz: »Im weiteren Lauf der Entwicklung rückt dasselbe (das Divertikel der Nasenhöhle, welches die Anlage des Jacobson'schen Organs darstellt) weiter nach unten und dreht sich dabei so um seine Achse, dass der Canal, durch den es noch mit der Nasenhöhle in Verbindung stand, nach unten in die Mundhöhle ausmündet.«

Bliebe das Nasenende der Thränencanalanlage an seiner ursprünglichen Stelle gegenüber der Ausmündung des Jacobson'schen Organes, so müsste der Thränencanal bei der erwachsenen Lacerta sehr langgestreckt sein und weit in sagittaler Richtung von vorn nach hinten verlaufen; in Wirklichkeit ist der letztere aber sehr kurz und namentlich in sagittaler Richtung wenig ausgedehnt. Es muss sich also das Nasenende des Thränencanals parallel mit dem Längenwachsthum der Nasenhöhle nach hinten verschieben. In der That wandert, wie man leicht beobachten kann, die Einmündungsstelle des Thränencanals mit der Verlegung des vordersten Theiles der Choane nach hinten, so dass dieselbe anfänglich gerade in dem noch offenen, vordersten Theile der letzteren im Grunde der Rinne (*sr*) zwischen Oberkieferfortsatz und Muschelwulst gefunden wird. Sobald die Choane bis zum hinteren Rande des Jacobson'schen Organs verlegt ist, bleibt wie oben beschrieben, ein grösserer Theil der schräg aufsteigenden Choanenspalte, der sich beinahe unter der ganzen eigentlichen Nasenhöhle hin erstreckt, gegen die Mundhöhle hin rinnenartig offen; am Grunde dieser Rinne wandert nun die Einmündungsstelle des Thränencanals nach hinten, gewissermassen dem Vorderrande der innern Choane nach. Doch halten die sich verschiebende Einmündungsstelle des Thränencanals und der Verschluss der Choane nicht gleichen Schritt, so dass z. B. bei einem 31 mm langen Embryo der Thränencanal in einen schon von der Nasenhöhle abgeschnürten und zur Rachenhöhle bezogenen Theil der Choanenspalte ausmündete. Dieser ganze Vorgang ist deswegen so interessant, weil bei einer ganzen Gruppe von Sauriern, den Crassilinguiern, bei denen die Rinne auch unter dem Jacobson'schen Organe nicht verlegt, sondern nur gegen die Nasenhöhle hin abgeschlossen wird, die Einmündungsstelle des Thränencanals beinahe ganz ihre alte Stelle behauptet und dicht hinter der Ausmündung des Jacobson'schen Organs gefunden wird. Demgemäss ist bei dieser Gruppe der Thränennasengang sehr lang und führt beim Erwachsenen direct in die Rachenhöhle. Bei den Lacertiliern aber geht die Wanderung des Thränencanals doch bald rascher vor sich, als der Verschluss der Choane, so dass, wie bekannt, die definitive Einmündungsstelle in den Grund der

Digitized by Google

Rinne (*sr*) sich in der Mitte der Choane befindet. Auf die Feststellung der Einmündung scheint mir die Entwicklung des von SOLGER entdeckten, von WEBER genauer beschriebenen Knorpelfortsatzes (*Kf*) von Einfluss zu sein, um den sich der Anfangstheil des Canals herumschlägt. Am Auge verliess ich die Thränencanalanlage als eine zwischen Lidwulst und Oberkieferfortsatz eingewucherte Epithelleiste, deren eingesenkter Rand sich nur am vordern Ende mit der Nasenhöhle in Verbindung gesetzt hatte. Die an derselben sich zunächst vollziehenden Veränderungen hatte ich durchaus nicht erwartet und die sich daraus ergebenden Schnittbilder brachten mich anfänglich nicht wenig in Verwirrung, bis es mir endlich gelang darüber ins Klare zu kommen. Das Resultat ist in Kürze Folgendes: Von der oberen Seite der Epithelleiste aus wuchert am vordern Ende gerade gegenüber der Verlängerung desselben gegen die Nasenhöhle hin (zuerst bemerkt bei Embryonen von etwa 27 mm) ein Epithelzapfen nach oben quer durch den Lidwulst hindurch, um mit dem Epithel der inneren (Augen-)Fläche desselben nahe am oberen Rande in Verbindung zu treten (vergl. dazu Fig. 20, in welcher nur diese vordere Lidverbindung (Th^1) mit dem inneren Lidepithele, die in mehreren Schnitten enthalten war, in einen eingezeichnet ist). Einige Zeit später wächst ein ebensolcher Epithelzapfen von der oberen Fläche des eingesenkten Randes am hintern Ende der Epithelleiste in derselben Richtung, wie der erste, durch das Lid hindurch, um ebenfalls mit dem Epithel der Innenfläche desselben zu verschmelzen (Th^2 Fig. 21 und 22). Zu dieser Zeit steht also die Thränencanalanlage an drei Stellen mit der äusseren Haut in Verbindung, erstens an zwei Punkten nahe am oberen Rande der inneren Lidfläche, zweitens in einer Linie, deren Länge der horizontalen Entfernung jener Punkte von einander ziemlich entspricht, mit der Rinne zwischen äusserer Fläche des Lidwulstes und dem oberen Rande des Oberkieferfortsatzes (vgl. Fig. 26). Letztere Verbindung wird nun immer schmäler und allmälig wird der schmale Hals, mit dem das kreisförmig verdickte, eingesenkte Ende der Leiste in der Rinne festsass, durchgetrennt. Die Ablösung geschieht nicht gleichzeitig in der ganzen Länge der Leiste, so dass z. B. auf Fig. 20 die Verbindung noch besteht, während sie weiter hinten (Fig. 21 und 22) durchbrochen ist. Doch erscheint der Querschnitt der Thränencanalanlage noch lange zipfelartig gegen die Stelle der Haut, mit der er in Verbindung stand, ausgezogen (vgl. Fig. 21) und das sehr kernreiche Bindegewebe, das die Abschnürung

Digitized by Google

bewerkstelligte, ist narbenartig verändert. Nachzutragen habe ich noch, dass schon vor Beginn dieser Veränderungen der Grund der Epithelleiste nicht mehr, wie in Fig. 23, nach oben, sondern nach unten gerichtet ist. Mit der Beendigung des geschilderten Processes besitzt der Thränencanal am Augende nur noch zwei Verbindungen mit dem äusseren epithelialen Ueberzuge und zwar an der inneren Seite des unteren Lides. Es sind noch einige leicht verständliche und hier nicht näher zu erörternde Verschiebungen nöthig, damit dieselben den späteren Ausmündungsstellen der Thränenröhrchen bei Lacerta entsprechen; dass diese Verschiebungen, die offenbar mit der Ausbildung der Lider zusammenhängen, nicht bei allen Sauriern dieselben sind, beweist das weiter unten über die Ausmündungsstellen der Thränenröhrchen bei den Ascaloboten, Grammatophora und Draco Festgestellte. Das merkwürdige Endergebniss der Untersuchung ist, dass die von der Hautoberfläche eingewucherte Epithelleiste, die die erste Anlage des Thränennasenganges bei Lacerta darstellt, direct durch Abschnürung nur zu dem der Theilungsstelle zunächst liegenden Stücke des hinteren Thränenröhrchens wird, während alle übrigen Theile des Thränennasenganges, der Rest des hinteren Thränenröhrchens, das vordere und der ganze einfache Gang sich indirect, durch Aussprossungen aus dieser Epithelleiste bilden.

Ich habe die Frage nach der Lumenbildung mit Absicht offen gelassen; was ich von Lücken sah, erschien mir durch die Unregelmässigkeit seiner Begrenzung und seines Vorkommens immer als Artefact. Erst kurz vor Ende des Eilebens find ich das Lumen weit und von einer regelmässigen Lage niedriger Cylinderzellen begrenzt.

Die Ausbildung des Knorpelskelets von dem Punkte an, wo ich dasselbe oben verlassen habe, gestaltet sich folgendermassen. Das sich verbreiternde knorplige Dach der eigentlichen Nasenhöhle senkt sich an deren Anfang seitlich in den flachen Muschelwulst ein, folgt hier der Schleimhautoberfläche, und tritt unten mit der Knorpelkapsel der Jacobson'schen Organe, die ihm entgegenwächst, in Verbindung. Von hier aus wächst in der Richtung von vorn nach hinten ein Knorpelstreif zuerst nur an der oberen Seite des verdickten Randes der Muschelplatte in dieselbe hinein. Der Ablagerung von deutlich hyalinem Knorpel geht regelmässig eine Verdichtung des betreffenden Gewebsstreifens voraus. Die über der Muschelplatte gelegene Nische der eigentlichen Nasenhöhle wird von der Decke

Digitized by Google

aus nicht umwachsen, so dass die in Figur 1 bei γ sichtbare Lücke von Anfang an offen bleibt. (Von der Lücke β kann ich das nicht ebenso sicher behaupten.) Ueber dem allerhintersten Theile der eigentlichen Nasenhöhle, über den sich das Riechhirn wegschiebt, bildet sich kein vom Septum ausgehendes Dach aus, so dass die Lücke ε ebenfalls präformirt ist. Zu den Seiten derselben ziehen sich jetzt zwei Knorpelstreifen unter dem Riechhirn nach hinten, welche convergiren und mitten zwischen den Augen mit dem oberen Rande des Interorbitalseptums zu einer Y förmigen Figur verschmelzen; ich habe dieselben oben pag. 77 schon beschrieben. Von welcher Seite aus dieselben sich bilden kann ich nicht entscheiden. Der hinteren Kuppel der Nasenhöhle fehlt der knorplige Abschluss bisher noch vollständig. Die vordere Seite der Knorpelschüssel des Jacobson'schen Organs wächst, wie oben beschrieben, direct aus dem Septum aus; alle übrigen Wände bilden sich von dieser Vorderwand aus, unabhängig vom Septum. Zuerst verlängert sich die Vorderwand an dem Boden herum bis sie auf den Ausführungsgang trifft, der gewissermassen in sie einschneidet, so dass sie sich zur Seite desselben in zwei erst ganz unverbundene Streifen nach hinten verlängert. Der mediale Streifen zieht am medialen Umfange des Jacobson'schen Organs und dann am medialen Rande des Bodens der eigentlichen Nasenhöhle nach hinten um später in die knorpelige Hinterwand überzugehen, ohne aber auf diesem ganzen Wege mit dem Unterrande des Septums in Verbindung zu treten. — Der laterale Streifen verbindet sich nach oben, wie schon gesagt, mit dem in den Muschelwulst herabsteigenden Knorpelblatte, und entwickelt aus seinem Innenrande den dem pilzförmigen Wulste zu Grunde liegenden Knorpelfortsatz; er ist noch lange sehr kurz und wächst erst spät um den hinteren Umfang des Jacobson'schen Organs herum, um dort mit dem medialen in Verbindung zu treten; noch bei Embryonen, die am Ende des Eilebens standen, war die hintere Wand des Jacobson'schen Organs sehr niedrig. Von der Aussenfläche des lateralen Streifens aus entwickelt sich der die Rinne (*R*) von vorn umgreifende und lateral begleitende Knorpelfortsatz (*Km* Fig. 1). Von dem Aussenrande des halbmondförmigen Knorpelstreifens aus, welcher von vorn her der oberen Seite des dicken Randes der Muschelplatte entlang eingewachsen war, bildet sich zunächst die Ansatzplatte des verdickten Randes, welche dem Boden der über der Muschelplatte gelegenen Nische zu Grunde liegt, und die schmale Aussenwand, welche den unteren Rand der Lücke γ

Digitized by Google

darstellt, weiter vorn aber zugleich die Knorpelschale für die aussen neben dem Muschelwulst gelegene Nische, aus (unter δ Fig. 1). Sehr lange bleibt an der unteren Seite des verdickten Randes der Muschel ein Spalt im Knorpel, so dass der Querschnitt desselben die Form hat wie $\sim$, erst spät schliesst sich der Haken zum Kreise. Allmälig erreicht der Knorpel das hintere Ende des verdickten Randes und wächst dort kuppelförmig zusammen. Vom hinteren Ende der Muschel aus wächst dann der Knorpelfortsatz (*Kf*) nach abwärts, um den sich der Thränencanal nach aussen herumschlägt; dasselbe betheiligt sich auch an der Bildung der hinteren Wand der Nasenhöhle, zu der mit ihm die Decke und der am unteren Rande des Septums verlaufende Knochenstreif zusammenfliessen. So erklärt es sich, dass diese hintere Wand vom Septum ganz getrennt gefunden wird.

Die ersten Knochenbälkchen treten zu einer Zeit auf, wo das knorpelige Skelet die auf p. 88 geschilderte Stufe der Ausbildung erreicht hat und der Thränencanal schon mit der Nasenhöhle in Verbindung getreten ist. Es sind äusserst feine, mit Osteoblasten besetzte, horizontal verlaufende Splitterchen, die zuerst schräg über und nach aussen von der Zahnleiste an Stelle der späteren Gaumenplatte des Oberkiefers und des Zwischenkiefers auftreten; nach LEYDIG ist letzterer paarig angelegt. Gleichzeitig zeigt sich aber ein horizontales Knochenblättchen in der häutigen Scheidewand zwischen Jacobson'schem Organe und Vorhöhle, die Anlage der Concha; fast um dieselbe Zeit erscheinen auch die Vomera und Palatina. Später folgen dann die aufsteigenden Aeste des Maxillare und der Zwischenkiefer und dann die übrigen Knochen der Nasengegend. Keiner der Knochen der Nasenhöhle ist bei Lacerta knorplig vorgebildet, resp. ersetzt in der bekannten Weise vorher knorplige Theile. — Die erste Anlage der seitlichen Nasendrüse zeigt sich noch etwas vor der Periode, in der die ersten Knochenbälkchen auftreten. Sie beginnt als ein solider Epithelzapfen, der aus der Grenze von Vorhöhle und eigentlicher Nasenhöhle auswächst. Derselbe wendet sich nach aussen und hinten, schlägt sich um den Vorderrand der vollständigen knorpligen Seitenwand der Nasenhöhle herum und zieht an der Aussenwand derselben weiter nach hinten in die Einbuchtung, mit der dieser in den Muschelwulst eintritt (Fig. 1). Kurz ehe er in die Knorpelröhre gelangt, die dem verdickten Rande der Muschelplatte zu Grunde liegt, theilt er sich in zwei und sehr bald auch in drei Aeste, die vorläufig noch innerhalb des schleimigen Bindegewebes, das die Muschelröhre anfüllt, blind enden, ohne das Ende derselben zu erreichen. Später

Digitized by Google

wachsen dann die Drüsenbälge aus dem Gang und seinen Aesten aus. Bei einer Lacerta vivipara, die am Ende des Eilebens stand, hatten sich innerhalb der Muschelröhre zahlreiche Knäuel gebildet, dieselben waren noch von einander und von dem umgebenden Knorpel durch breite Züge Schleimgewebe getrennt. Da nun aber ausserdem die den Knorpel bekleidende Mucosa, in welche schon die einbälgigen Drüsen vom Riechepithel aus eingewachsen waren, unter letzterem noch einen breiten, bindegewebigen Ring bildete, so war es in diesem Stadium sehr leicht, die seitliche Nasendrüse von den Bowmann'schen Drüsen als vollständig getrennt zu erkennen. Später nehmen die Bälge der seitlichen Nasendrüse so an Menge zu, dass sie nicht blos dicht an einander, sondern auch dicht an dem Knorpel, resp. wenn dieser fehlt an die Mucosa angepresst sind.

Zum Schlusse will ich nochmals betonen, dass im Verlauf der Entwicklung die Dicke der Wände der Nasenhöhle und aller von ihnen ausgehenden Fortsätze im Verhältniss zum Lumen immer geringer wird. Die anfänglich nach oben und innen gerichtete Muschel legt sich horizontal; die Grösse ihres aufgetriebenen Randes im Vergleich zum Durchmesser der ganzen Nasenhöhle nimmt ab, die Form des Querschnitts desselben geht aus der Kreisform in die auf Fig. 8 sichtbare über; die Dicke der Ansatzplatte der Muschel wird relativ kleiner, dagegen nimmt die Länge ihres freien Theiles zu.

Lacerta am ähnlichsten ist der Ethmoidaltheil des Kopfes von den von mir untersuchten Brevilinguiern bei Gongylus ocellatus und Scincus officinalis gebaut. Folgendes sind die wesentlichsten Unterschiede, die ich mir angemerkt habe. Bei beiden findet sich die Spalte am Boden des Jacobson'schen Organs mehr an der hinteren Peripherie des Wulstes, als an seiner Innenseite. Es zeigt sich dieselbe Anordnung noch bei vielen der demnächst zu besprechenden Saurier. Aufzufassen ist sie als ein geringerer Grad von Abänderung der embryonalen Verhältnisse, denn wir konnten bei Lacerta verfolgen, wie die Oeffnung des Jacobson'schen Organs erst auf dessen lateraler Seite gelegen durch das Wachsthum der sie von oben begrenzenden Falte allmälig an den Boden rückt, und dann durch Bildung des Wulstes von ihrem vorderen Rande her halbmondförmig um die hintere Peripherie desselben herumzieht. Auf diesem Standpunkte bleibt nun dieselbe bei Scincus und Gongylus und vielen anderen stehen, während bei Lacerta u. s. f. sie mit dem weiteren Wachsthum des Wulstes in der lateralen Hälfte verstreicht und später

Digitized by Google

hauptsächlich an dessen innerer Seite gefunden wird. Die Gestalt des Wulstes, woran ich zuerst dachte, ist dafür nicht massgebend, denn bei Scincus ist derselbe mit der grössten Länge näher der sagittalen, bei Gongylus näher der transversalen Richtung eingestellt. Wichtiger noch erscheint mir Folgendes: Während Gongylus von Lacerta in Bezug auf die einzelnen Theile der Muschel und ihre Länge namentlich darin abweicht, dass die nach aussen vom Muschelwulst vorgestülpte Nische der Nasenhöhle besonders lang ist, zeichnet sich Scincus ausserdem in sehr bemerkenswerther Weise dadurch aus, dass der Muschelwulst, der eine hier rechtwinklige, weiter rückwärts sogar spitzwinklige Einbuchtung der Knorpelwand enthält, im Vergleiche zu dem freieren Theile, welcher eine mittelst einer Platte an der Seitenwand befestigte Knorpelröhre birgt, ganz unverhältnissmässig lang ist. Der Wulst ging durch circa 35 Schnitte, der darauf folgende von aussen unterminirte Theil durch 7, der freie, röhrenartige durch 19. Auch bei Gongylus findet sich eine Annäherung an dieses Verhältniss, die sich darin kund gibt, dass die innere Choane schon im Bereich des Muschelwulstes auftrat; doch ist hinzuzufügen, dass diese Oeffnung mir bei Scincus noch mehr wie bei Gongylus, sehr lang zu sein schien. Der Kamm, welcher bei Lacerta vom inneren Rande der Knorpelröhre vorsprang, fängt bei Scincus schon auf der spitzwinkligen Einbuchtung an und ist viel höher. Die theoretische Bedeutung der oben breit gedruckten Thatsache werde ich weiter unten zu erläutern haben. Bei Gongylus zeigte sich an der Unterseite der Muschelröhre eine grössere Lücke, in welcher die Knäuel der seitlichen Nasendrüse nur von Schleimhaut überzogen sind. Die über der Muschel gelegene Nische der Nasenhöhle besitzt bei beiden Scincen eine vollständige knorplige Seitenwand, die Lücke γ in Fig. 1 fehlt. Die bekanntlich zugeschärfte und dabei über den Unterkiefer nach vorn weggeschobene Schnauze von Scincus bedingt einige Abweichungen in der Bildung des Skelets dieses Theiles. Die vorderen Enden der knorpligen Nasenkapseln divergiren sehr stark, sind aber eine Strecke weit noch durch eine knorplige Platte, zu der sich das Septum verbreitert und erniedrigt, mit einander verbunden. Die Kuppeln für das vordere Ende der Vorhöhlen selbst sind nicht abgerundet, wie bei Lacerta, sondern laufen in je eine sich keilförmig zuschärfende, verschmälerte Platte aus, die weiter nach vorn reicht, als das Intermaxillare. Von dieser abgeplatteten Kuppel gehen, wie bei Lacerta, zwei den Introitus na-

Digitized by Google

rium umgürtende Fortsätze aus, von denen aber der untere ungleich breiter ist, als bei unserer Eidechse, und anstatt des Gaumenastes des Maxillare für die ganze vordere Hälfte der Vorhöhle allein den Boden bildet. Bei Scincus ist das Intermaxillare einfach, der Vomer doppelt vorhanden, bei meinem Exemplare von Gongylus fand ich ein vollständig getheiltes Intermaxillare und einen einfachen Vomer. Der senkrechte Theil des Vomer bildet bei Scincus allein die Innenwand des Jacobson'schen Organs, bei Gongylus fand sich neben dem Unterrande des bei beiden entsprechend kürzeren Septums ein feiner Knorpelstreif vor. Auch die hintere Wand der Knorpelschüssel des Jacobson'schen Organs zeigte sich sehr defect, im Wesentlichen besorgten die stark entwickelte Concha und der Vomer den Verschluss. Bei Gongylus fand ich die Spalte an der Gaumenfläche, die der äusseren Choane und ihrer rinnenartigen Fortsetzung zur Ausmündung des Jacobson'schen Organs hin entspricht, äusserst schmal, beinahe lineär; dies kommt vorn auf Rechnung des Knorpelfortsatzes (*Km*), der den Innenrand des Gaumenastes des Maxillare superius nicht nur säumt, sondern über ihn weg nach innen vorspringt und die Schleimhaut lippenartig vor sich hertreibt; vom Beginn der äussern Choane an aber, wo dieser Fortsatz bei Gongylus ein Ende hat (bei Scincus reicht er weiter), auf Rechnung eines Schleimdrüsenlagers, welches die die Spalte lateralwärts begrenzende Lippe ausfüllt. Aehnliche Drüsenlager werden wir noch bei vielen Sauriern finden. — Am Schluss der Choane hören die Drüsen auf und ein Fortsatz des Palatinum übernimmt die laterale Begrenzung der Spalte. Scincus besitzt einen so umfangreichen Ausführungsgang für seine seitliche Nasendrüse, dass derselbe die flache Einbuchtung der Knorpelwand, die dem Anfang des Muschelwulstes zu Grunde liegt, allein ausfüllt. Auch bei Gongylus ist derselbe weiter, als wie bei Lacerta. Beide Scincen besitzen ein sehr stark entwickeltes Lacrymale (Weber), das sogar mit den Boden für den knöchernen Thränencanal liefert.

Die folgenden Brevilinguier gruppiren sich alle um die Gattung Lygosoma: Lygosoma smaragdinum DB., Lygosoma Novarne Stmd., Eumeces Samoenis Het. Jaqu., Euprepes cyanura Gray, Marethia anomala und Hinulia taeniolata Gray. Ihnen ist gegenüber allen bisher beschriebenen und allen folgenden mit Ausnahme von Chamaeleo gemeinschaftlich, dass die beiden Furchen am Dache der Mundhöhle, in denen die äusseren Choanen enthalten sind, nach hinten nicht breit auslaufen um sich in einer mehr oder weniger tiefen, in

Digitized by Google

der Medianlinie weiter nach hinten ziehenden Furche zu vereinigen, wie dies eben bei allen übrigen der Fall ist, sondern bis zur Vereinigungsstelle gleich schmal bleiben und sich nach hinten in einen feinen Spalt fortsetzen, welcher nach oben in einen röhrenartigen Raum führt, der als eine Art hinterer Nasengang fungirt und sich erst in einer Querlinie mit der Mitte der Unterkiefergelenke weit in den Rachen öffnet (vergl. Fig. 4' mit Fig. 3). Das Skelet dieser Röhre liefert das Palatinum, welches bei den übrigen auf dem Querschnitte nur einen unvollständigen Haken bildet, hier aber zu einem C zusammengebogen ist. Offenbar liegt hier ein Ansatz zur Bildung eines den Ausgang der Nasenhöhle weiter nach rückwärts verlegenden hinteren Nasenrachenganges mit Verlängerung des Palatum durum vor, wie dies bei andern Reptilienfamilien, den Crocodilen und Schildkröten, durchgeführt ist[1]). Ferner finde ich, dass bei allen diesen Lygosoma ähnlichen Thieren das Lacrymale (WIEDER) fehlt und durch einen Fortsatz des Praefrontale ersetzt wird. Hinulia gleicht sonst ganz dem Gongylus ocellatus und weicht in denselben Dingen, wie dieser, von Lacerta ab: Die Oeffnung des Jacobson'schen Organs findet sich an der hinteren Seite des mehr quer gestellten Wulstes und zieht sich sogar mitunter etwas an seine Aussenseite herum, die Spalte liegt in einer mehr oder weniger deutlich vertieften Stelle, die mit niedrigem Epithel ausgekleidet ist; das Intermaxillare ist doppelt, der Vomer einfach; letzterer ersetzt den Knorpel an der Innenseite des Jacobson'schen Organs fast vollständig, die Nische über der Muschelröhre besitzt eine vollständige, knorplige Seitenwand, lateral von der äusseren Choane findet sich ein Schleimdrüsenlager u. s. f. Die übrigen genannten Brevilinguier stimmen in den angeführten Dingen zwar auch mit Gongylus überein, zeigen aber noch die Besonderheit, dass die Muschelröhre sich entweder gleich da, wo sie sich aus dem Muschelwulst in der oben beschriebenen Weise entwickelt, wie bei Lygosoma, oder etwas weiter hinten, wie bei Eumeces, in eine solide, concav nach unten gekrümmte Platte umwandelt (ebenso, wie in Fig. 9). Dies geschieht dadurch, dass die Röhre immer platter wird und endlich das untere Blatt derselben sich an das obere anlegt und mit diesem verschmilzt, so dass der Binnenraum der Röhre nach hinten bis auf wenige Lücken ab-

[1]) Vergl. dazu HUXLEY, Handbuch der Anatomie der Wirbelthiere, übersetzt von RATZEL, Breslau, 1873 pag. 189: »Nur in wenigen Lacertiliern senden die Gaumenbeine Fortsätze nach unten, die in der Mittellinie sich gegen einander neigen und so einen hinteren Nasengang bilden, der theilweise von der Mundhöhle getrennt ist.

Digitized by Google

geschlossen wird, oder auch in der Weise, dass das untere Blatt kurz, bevor es mit dem oberen zur Berührung kommt, aufhört, so dass nur das obere zurückbleibt, wo dann die Knorpelröhre hinten in einem Querschlitz offen steht. Gleichzeitig mit der Muschelröhre hören natürlich auch die Knäuel der seitlichen Nasendrüse auf. Die Muschelplatte ist nicht blos mit dem verdickten Innenrande, sondern auch mit dem hinteren Rande nach unten gekrümmt. Bei Lygosoma springt da, wo die im Ganzen concav nach unten gekrümmte Platte aus der aufsteigenden Richtung in die horizontale umbiegt, vor ihrer oberen Fläche ein dicker Kamm in das Lumen der über ihr gelegenen Nische der Nasenhöhle ein. Marethia anomala nimmt eine Sonderstellung dadurch ein, dass die wenig einragende, dicke Muschel — die Nasenhöhle dringt gar nicht bis an ihre Aussen- sondern nur bis an ihre obere Seite vor — fast in ihrer ganzen Länge aus einem ⊂förmig eingerollten Knorpelblatt, das in seiner Höhlung die Knäuel der seitlichen Nasendrüse birgt, besteht; nur ganz kurz vor dem hinteren blinden Abschluss des eingerollten Knorpelblattes kommen die Enden des ⊂ zur Berührung und Verschmelzung. Uebrigens greift auch die Nasenhöhle gar nicht vollständig an die untere Seite des ⊂förmigen Knorpelblattes herum, sondern grösseren Theiles berührt denselben der Grund der Rinne (*R*) und der sich daraus entwickelnde Thränencanal. Marethia hat ein einfaches Intermaxillare. Hinzufügen will ich aber, dass das von mir untersuchte Exemplar sehr jung war.

Von Ascaloboten habe ich einen Hemidactylus Oualenis DB, Platydactylus lugubris von Tahiti (Museum Godeffroy) und einen Platydactylus muralis aus den Vorräthen unseres Instituts, den wir, wie viele andere werthvolle Reptilien, der Güte des Herrn Dr. Sachs in Cairo verdanken, untersuchen können. Die Nasengegend ist bei den Ascaloboten bekanntlich, wie bei den meisten Crassilinguiern viel breiter und kürzer, als sie gewöhnlich bei Lacerten und Scincen gefunden wird. Die Contour der Gaumenfläche bildet daher einen viel weiter geschwungenen Bogen. Figur 3 stammt von dem grossen Platydactylus muralis, gilt aber in den Hauptzügen auch für die andern beiden Arten. Leicht werden die beiden Spalten erkannt, welche wie bei den bisher beschriebenen Sauriern von der Ausmündungsstelle der Jacobson'schen Organe nach hinten verlaufen und die äusseren Choanen enthalten. Das zwischen beiden gelegene Mittelfeld bildet hier ein Oval und keine lyraförmige Figur, wie bei Lacerta; offenbar wachsen die Gaumenfortsätze des Ober-

Digitized by Google

kiefers hier hinter dem Jacobson'schen Organe nicht so weit gegeneinander wie dort, ja der die Spalte lateralwärts begrenzende, verdünnte Rand des Oberkiefers weicht nur wenig von einer sagittalen geraden Linie ab. Damit hängt zusammen, dass auf einem Querschnitte das Lumen der Furche (*R*), zu der die Spalte den Eingang bildet, nicht wie in Fig. 7 und 8 geradlinig schräg aufsteigt, sondern winklig geknickt erscheint (*R* Fig. 10), ein Schenkel des Winkels steigt neben dem Innenrand des Maxillare in die Höhe und biegt um den oberen Rand desselben in den zweiten, horizontalen um. Nach hinten nimmt die Spalte an Breite zu, so dass man in das Innere der Furche hineinsehen kann; schneidet man noch mit einer Scheere den hintersten Theil des verdünnten, überhängenden Randes des Oberkiefers weg, so sieht man an der oberen Seite des horizontalen Schenkels der Furche die beinahe der Hälfte der Länge der ganzen Spalte gleichkommende innere Choane vor sich. Dieselbe bildet ein längliches, nach vorn zugespitztes Oval, dessen vorderes Ende nur schwer in der Decke der sich nach vorn verschmälernden und niedrigeren Furche (*R*) festzustellen ist. Wie gewöhnlich nimmt die innere Choane nicht die ganze Breite der Oberseite der Furche in Anspruch, sondern lateralwärts von ihr erstreckt sich noch tiefer über den Oberkiefer nach aussen eine Nische, die gegen die innere Choane durch den wulstförmig vorspringenden lateralen Rand der letzteren abgesetzt ist (Fig. 9 neben *iC*). Dieser Wulst liegt zugleich am Ansatz der Muschel, deren hintersten Theil man in den vorderen $^3/_4$ der innern Choane als eine concav nach unten gekrümmte Platte mit freiem hinteren, nach unten gebogenem Rande sieht. Dies sind Alles Verhältnisse, die von den bei Lacerta beschriebenen kaum abweichen. Vom hintern Rande der innern Choane an theilt sich die Furche, welche dieselbe enthielt, gewissermassen in zwei: eine nach hinten geöffnete, welche (Fig. 3) quer nach aussen und hinten über dem überhängenden Rande verläuft, mit dem sich bei den Ascaloboten die Gaumenfläche des Oberkiefers gegen die der Unterseite des Auges entsprechende Vorwölbung absetzt — von dieser letzteren führt ein länglicher Eindruck gegen die innere Choane hin —; und eine zweite nach unten offene, welche sich an dem hinteren Ende des ovalen Mittelfeldes mit der der anderen Seite zu einer einfachen Rinne vereinigt, die in der Medianlinie weiter nach hinten zieht. Vorn zerfallen die besprochenen Spalten jederseits in zwei Aeste, die ein zungenförmiges Läppchen zwischen sich fassen; der mediale Ast (*mR* Fig. 3) endet früher, indem er quer nach

Digitized by Google

innen umbiegt und sich in einer seichten transversalen Furche verliert, der laterale (*lR* Fig. 3) ändert da, wo der mediale aufhört, ziemlich plötzlich seine Richtung und verläuft weiterhin geschlängelt bis zu zwei gebogenen Querfurchen, die der hinteren Grenze des erhabenen Gaumenfeldes des Zwischenkiefers entsprechen und diese von dem tieferen Mittelfelde absetzen[1]). Ebenso wie die horizontale Platte des Zwischenkiefers senken sich auch die Gaumenplatten des Oberkiefers gegen die Spalten und das Mittelfeld ab. Die Oberfläche des ganzen die Spalten umgebenden hufeisenförmigen Feldes, sowie auch die Oberfläche des Mittelfeldes erscheint warzig, nach der Behandlung mit Säuren jedoch gequollen und mit weissen Punkten übersät. Letztere sind, wie die mikroskopische Untersuchung lehrt, die Durchtrittsstellen von Drüsengängen, die warzigen Erhebungen auf der Gaumenfläche des Alkoholpräparates entsprechen den Drüsenbälgen. Das Drüsenlager des Mittelfeldes ist von dem die horizontalen Platten des Ober- und Zwischenkiefers bedeckenden vollständig durch den zwischen den Querfurchen gelegenen Wulst und zwei drüsenfreie Stellen zu Seiten der getheilten vorderen Enden der Spalten abgetrennt, wie dies auch auf Fig. 3 richtig wiedergegeben ist. Auf den Bau dieser Drüsen komme ich unten zurück. Der verdünnte, die Spalte lateralwärts begrenzende innere Rand des Oberkiefers bleibt ebenfalls drüsenfrei, das Verhältniss ist also gerade umgekehrt, als bei den meisten Brevilinguiern.

Die Configuration des Innern der Nasenhöhle glich bei dem Hemidactylus im Ganzen dem von den letztbesprochenen Scincen entworfenen Bilde; der wulstartige Theil der Muschel erschien sehr kurz, der plattenartige sehr viel länger (vergl. Fig. 9). Die quere Stellung des muschelartigen Auswuchses am Boden des Jacobsonschen Organs zeigt Fig. 2 (*wJ*). Die wichtigsten Abweichungen zeigten sich in Bezug auf Verlauf und Ausmündung des Thränencanals und damit standen im Zusammenhang veränderte Verhältnisse der Rinne (*R*) und der Ausmündung des Jacobson'schen Organs. Die Rinne am Dache der Mundhöhle beginnt nicht in einer Spalte zusammen mit dem Ausführungsgange des Jacobson'schen Organs, wie es bisher der Fall war, sondern getrennt von diesem in der medialen Furche (*mR*), in die laterale Furche (*lR*) öffnet sich bei *z* das Jacobson'sche Organ. Man sieht, die Lagerungsverhältnisse sind die

[1]) Der Schleimhautwulst zwischen den beiden Querfurchen ist im Innern ganz von colossalen Blutsinus durchsetzt, scheint also eine Art Schwellgewebe zu sein.

Digitized by Google

gleichen, wie sonst, nur schiebt sich zwischen beide ein zungenförmiges Schleimhautläppchen ein. Die Spalte im Boden des Jacobson'schen Organs liegt im Hintergrunde einer halbkreisförmigen Vertiefung, welche von der vordern Seite des quer gelagerten und nach dieser Seite hin überhängenden Wulstes um das äussere Ende desselben bis auf die hintere Seite herumzieht, diese Vertiefung ist mit einschichtigem cylindrischen Epithel bekleidet und scharf von der übrigen Wand abgesetzt. Die Spalte selbst ist halbmondförmig, die Convexität des Halbmonds nach hinten gewendet und geht vom lateralen Ende des Wulstes bis etwa zur Mitte seiner hinteren Seite. Sie führt, wie gesagt, bei *z* in die laterale Furche. Diese war vorher eng und stieg gerade auf; da wo sie bis zur Spalte im Boden des Jacobson'schen Organs gelangt, erscheint sie weiter und hat eine winklig geknickte Form. Die lateral um den Wulst des Jacobson'schen Organs biegende Vertiefung führt durch die äussere Hälfte der Spalte geradenwegs nach hinten in den horizontal liegenden Schenkel der Furche (*lr* Fig. 10), während sich der mediale Theil der Spalte mehr nach unten in den Knickungswinkel und in den senkrechten Schenkel öffnet. Wenn man in Figur 2 der Richtung des weissen Pfeiles folgt[1]), so kommt man auf den erst bezeichneten Weg lateral neben dem Wulst aus der Höhle des Jacobson'schen Organs heraus in den horizontalen Schenkel der Furche, der auf der Knorpelplatte (*Km*) gelegen ist. Um den Innenrand dieser Knorpelplatte, der aus dem lateralen Ende des Knorpelwulstes hervorgeht, findet die Knickung der Furche statt. Das Wesentliche dabei ist, dass die Ascalòboten keinen ringsum abgeschlossenen Ausführungsgang des Jacobson'schen Organs besitzen, wie die bisher beschriebenen Saurier, sondern dass dasselbe sich direct in die obere Seite des einen Astes der Rinne (*R*) am Dache der Mundhöhle öffnet, die sich eben bei ihnen bis zum Jacobson'schen Organe hin erhält, während dieses ursprüngliche embryonale Verhältniss bei Lacerta durch Verlegung der bezüglichen Strecke der Rinne aufgehoben wird. Ansätze zu diesem Verhältniss fanden sich übrigens schon, nur viel weniger deutlich, bei einigen der Scincen. Der horizontale Theil der winklig geknickten Furche ist mit demselben 1—2schichtigen Cylinderepithel ausgekleidet, wie die Vertiefung im Boden des Jacobson'schen Organs,

[1]) Leider ist der weisse Pfeil, wie sich erst bei der Druckcorrectur ergab, bei der Wiedergabe der Zeichnung vom Lithographen übersehen worden.

Digitized by Google

in der die ausführende Spalte liegt, d. h. schmale Cylinder mit hellem Leibe und deutlichen, grundständigen Kernen. Die mediale Furche (*mR* Fig. 3, 10, 11), welche dem bei Lacerta mit dem Ausführungsgange zusammen ausmündenden, aber später gebildeten Theile der Rinne (*R*) entspricht, ist vorn sehr seicht und nach oben zugespitzt. Das geschichtete Pflasterepithel der Mundhöhle tritt in dieselbe ein. Eine merkwürdige Beziehung derselben zum Thränencanale werde ich unten zu erwähnen haben. Von der Stelle an, wo der mediale Ast in den lateralen einmündet (bei *x* Fig. 3, die Stelle ist in Fig. 11 gerade getroffen), ändert die Furche ihren Charakter, es erscheint ihr horizontaler Schenkel durch eine vom Grunde medialwärts vorspringende Falte eine Strecke weit in zwei übereinanderliegende Kammern getheilt (Fig. 11); dabei sieht das Epithel desselben glasig gequollen aus, die Zellenleiber nehmen in Bismarckbraun Farbe an; die Kerne dagegen werden klein und unansehnlich, das Lumen ist mit einem glasigen Schleime ausgefüllt. Noch vor der Choane verliert sich die Falte wieder, und zwar in der Weise, dass die oberhalb derselben gelegene Ausbuchtung verstreicht. Dabei wird der horizontale Schenkel der Furche nach hinten zu immer tiefer, ohne jedoch wie bei Lacerta und den übrigen (Figur 7) sich je unter der ganzen eigentlichen Nasenhöhle hin zu erstrecken, immer bleibt noch zwischen dem Grunde der Rinne und dem aufsteigenden Aste des Maxillare superius Raum für den Thränencanal, wie dies unten näher beschrieben werden wird. Während bei Lacerta, wie Figur 8 lehrt, der Grund der Rinne bis unter den plattenförmigen Ansatz der Muschel sich erstreckt, so dass er nur durch diesen von der oberhalb der Muschel gelegenen Nische getrennt wird, liegt hier unter dem eigentlichen Ansatze der Muschel der Thränencanal, so dass der Grund der Rinne nur bis an den anstossenden Theil der Muschel hinanreicht (vergl. Fig. 9 *Th*). Von der eigentlichen Nasenhöhle trennt ihn, wie erwähnt, der Wulst, dessen Durchschnitt in derselben Figur zu sehen ist. Ein starkes Gefäss durchzieht denselben der Länge nach und geht vor der Choane in die häutige Decke, die die Rinne von der eigentlichen Nasenhöhle abtrennt, über. Dem Wulst entsprach bei Lacerta ein dünnes Blatt. Die Knickung der Rinne findet, wie erwähnt, um den freien inneren Rand des Knorpelfortsatzes (*Km*) statt, der hier nicht, wie bei Lacerta und den vorigen, hakenförmig aus der unteren Wand der Kapsel des Jacobson'schen Organs entspringt, um noch vor der inneren Choane zu enden, sondern wie Fig. 2 lehrt, eine directe Verlänge-

Digitized by Google

rung der knorpligen Seitenwand des Jacobson'schen Organs nach hinten ist, und sich längs der ganzen Rinne am Dache der Mundhöhle (noch in Fig. 9 *Km*) erstreckt. Er begleitet dabei in ansehnlicher, nach hinten zunehmender Breite den medialen Rand der Gaumenplatte des Os maxillare sup. und weiter rückwärts sogar das Palatinum. Vorn liegt er dem Knochen entweder direct an, oder schiebt sich ein wenig über oder unter demselben hin; hinten trennt beide ein bindegewebiger Zwischenraum; der Knorpel endet zugespitzt da, wo in Fig. 3 der die Spalte (*R*) begleitende verdünnte Saum aufhört, für den er mit der medialen Hälfte seiner Breite die Grundlage abgibt. Offenbar hat die Einlagerung des Knorpels in die Falte den Zweck, derselben eine federnde Elasticität zu geben, mittelst welcher sich die Spalte vor dem Drucke einer in den Rachen genommenen Beute schliesst und später von selbst wieder aufklafft. Der horizontale Schenkel der Furche erstreckt sich übrigens über den lateralen Rand dieser Knorpelplatte hinaus bis auf die obere Seite des Gaumenfortsatzes des Maxillare superius (*R* Fig. 9). Für den aufsteigenden Schenkel bildet der Aussenrand des Vomer eine Art fester Wand. Gegen die unter der Muschel gelegene Nische der Nasenhöhle ist der Abschluss des horizontalen Schenkels an allen Stellen nur häutig. — Ich muss hier gleich den Thränencanal abhandeln, der einen theilweise andern Verlauf und eine ganz andere Ausmündungsweise hat, als bei den bisher beschriebenen Sauriern. Es hat schon STANNIUS (Anatomie der Amphibien, Berlin 1856 pag. 170) angegeben, dass bei den Ascaloboten (und einigen Scincen) die äussere Haut als eine durchsichtige Kapsel vor dem Bulbus hinwegzieht, so dass der eigentliche Conjunctivalsack von der Aussenwelt abgeschlossen ist. Ausserdem bildet die äussere Haut noch eine ringförmige Falte um den Augapfel. In den abgeschlossenen Bindehautsack münden die Thränenröhrchen nahe am unteren, vorderen Rande der Innenseite des durchsichtigen Hauptblattes, das vor dem Auge wegzieht. Nach kurzem freien Verlaufe legt sich zuerst das hintere Thränenröhrchen in eine nach oben offene Rinne, deren Boden das Maxillare bildet, deren Innenwand von der Orbitalplatte des Praefrontale und deren Aussenwand von der Spitze eines Fortsatzes gebildet wird, mit dem etwas weiter vorn, wo die Rinne sich zu einem Loch schliesst, das Praefrontale dieselbe überbrückt. Dieser Fortsatz des Praefrontale ersetzt das den Ascaloboten fehlende Lacrymale (WEBER). Zwischen unterem Rande des Praefrontale und dem Maxillare erscheint am Boden der Rinne die Spitze des von SOLGER zuerst beschriebenen

Digitized by Google

Knorpelfortsatzes (*Kf*). Im knöchernen Thränencanale bildet die senkrecht aufsteigende Platte dieses Fortsatzes, von jeder Seite doublirt durch das ihn vom hintern Rande her umfassende Praefrontale, die Innenwand. Doch ist der knöcherne Thränencanal sehr kurz, denn wenige Schnitte weiter nach vorn schwindet die Knorpelplatte und ihr Belag vom Praefrontale her und der inzwischen einfach gewordene Thränencanal liegt in einer nach innen gegen den Grund der Furche *R* nur durch starke Gefässe enthaltendes Bindegewebe abgeschlossenen Rinne, die unten von der Gaumenplatte des Maxillare, aussen vom aufsteigenden Aste desselben Knochens und oben von der horizontalen Ursprungsplatte der Muschel gebildet wird (vergl. Fig. 9 *Th*). Bei Platydactylus muralis war der knöcherne Thränencanal viel länger, als bei Hemidactylus, auf den sich die obige Beschreibung bezieht. An der Stelle, bis zu der wir den Thränencanal eben verfolgt haben, mündet er bei Lacerta innerhalb der Choane in die Rinne *R* aus, bei den Ascaloboten findet sich die Ausmündungsstelle in die Rinne am Anfang derselben, weit vor der Choane, dicht hinter der Ausmündung des Jacobson'schen Organs. Dieselbe hat also mit der Nasenhöhle direct gar nichts zu thun, sondern führt in eine Furche am Dache der Rachenhöhle. Im weiteren Verlaufe nach vorn liegt der Thränencanal überall aussen neben dem Grunde des horizontalen Schenkels der Rinne (*R*), dabei wird derselbe dadurch immer weiter nach innen gedrängt, dass der horizontale Ast des Maxillare sup. sich je weiter nach vorn, um so breiter an die untere Seite des horizontalen, plattenförmigen Ursprungs der Muschel, über dem die obere Nische der Nasenhöhle gelegen ist, anlagert. Vor der Choane ist die Anlagerung eine so vollständige und gleichzeitig ist der Winkel mit dem die knorplige Seitenwand in diese Platte übergeht, so ausgerundet, dass man von letzterer als besonderen Theil nicht mehr sprechen kann. Der Thränencanal ist inzwischen von der Muschel dadurch noch weiter abgerückt, dass sich zwischen ihm und diese die vorn weiter nach aussen reichende untere Nische der Nasenhöhle eingeschoben hat. Von dieser ist er Anfangs durch einen vom Ansatz der Muschel herabsteigenden Knorpelfortsatz, — da derselbe aber weiter vorn kürzer wird und dann schwindet, endlich nur häutig geschieden (wie dies noch in Figur 11 zu sehen ist). In der Gegend des Muschelwulstes nahe dem hinteren Rande des Jacobson'schen Organs erscheint, wie oben schon bemerkt, der Grund der Rinne *R* durch eine Falte eingebuchtet; neben dem hinteren Rande

Digitized by Google

des Jacobson'schen Organs mündet der Thränencanal mit einem Schlitze an seiner medialen Seite auf der Höhe dieser Falte aus. Diese Ausmündungsstelle findet sich entsprechend dem Buchstaben *x* in Fig. 3, abgebildet ist sie in Fig. 11. Der Thränencanal tritt am Ende in eine Knorpelschale ein, welche an der Seitenfläche der Knorpelkapsel des Jacobson'schen Organs gelegen ist und nach unten mit dem unter dem horizontalen Schenkel der Rinne gelegenen Knorpelblatte (*Km*) zusammenhängt. Diese Knorpelschale (*K Th* Fig. 2 und Fig. 10) ist bei Platydactylus vollständig; — über den Kamm zwischen *K Th* und *Km* in Fig. 10 hinweg findet die Einmündung des Thränencanals in den auf dem Knorpelblatte *Km* gelegenen horizontalen Schenkel der Rinne *R* statt. Bei Hemidactylus ist diese Knorpelschale lückenhaft und wird an der oberen Seite durch die Concha ergänzt, welche sich mit einem eigenthümlichen Fortsatze, der unten näher besprochen werden soll, bis zur Seitenwand der Nasenhöhle verbreitert (*c* Fig. 10). An dieser Schale angelangt endet der Thränencanal aber nicht etwa blind, sondern biegt bei Hemidactylus wieder allseitig geschlossen quer nach innen ab über den horizontalen Theil der Rinne weg (Figur 10 *Th*), um etwas weiter vorn, dicht hinter der Ausmündungsstelle des Jacobson'schen Organs, zum zweiten Male in die mediale Seite des aufsteigenden Schenkels der Rinne (*lR*) (da wohin auf Figur 10 die Punkte führen), mit einer äusserst feinen, punktförmigen Oeffnung auszumünden. Während bei Hemidactylus der Thränencanal also zwei Rachenöffnungen besass, eine hintere, etwa dem Punkt *x* in Figur 3 entsprechend und eine vordere dicht hinter Punkt *z*, ist bei Platydactylus der Verlauf des Thränencanals zwar derselbe, aber seine untere Seite ist in der ganzen Länge zwischen den beiden bezeichneten Punkten gegen die Rinne *R* hin aufgeschlitzt, die Ausmündung also eine einheitliche, aber längere, als bei dem andern Ascaloboten. — Der vordere Ausmündungsast ist, wie Fig. 10 zeigt, am Ende in eigenthümlicher Weise gegen den zugespitzten Grund der medialen Rinne (*mR*) ausgezogen, gerade als ob zwischen beiden einmal eine Verbindung bestanden hätte.

Das knorplige Skelet der Nasenhöhle glich bei Hemidactylus in Bezug auf die Bildung der Muschel den letzt besprochenen Scincen, nur erschien das röhrenförmige Stück derselben im Verhältniss zu dem plattenartigen sehr kurz. Figur 9 gibt von der Form des letzteren einen hinreichenden Begriff. Die Höhle, welche man in dem verdickten freien Rande sieht, ist der Quer-

Digitized by Google

schnitt einer mit schleimigem Bindegewebe gefüllten, hinten an der Unterseite des verdickten Randes ausmündenden Röhre, die eine enge Fortsetzung der weiten Muschelröhre, in der die Knäuel der seitlichen Nasendrüse enthalten sind, darstellt. Auf derselben Figur ist auch der den Vomer an der Oberseite doublirende Knorpelfortsatz (*Kv*) zu sehen, der sich aus der Kapsel des Jacobson'schen Organs entwickelt, neben dem Unterrande des Septum hinzieht und endlich in die Hinterwand der Nasenhöhle übergeht. Dieser Knorpel (*Kv*) ist hier viel breiter, als bei Lacerta und beinahe horizontal gestellt — entsprechend der grösseren Breite des Mittelfeldes. Den Vomera fehlt zum Unterschiede von den Brevilinguiern der aufsteigende Ast ganz, dafür ist der Knorpel an der medialen Wand des Jacobson'schen Organs breit entwickelt. Das knorplige Septum zeigt zwei grosse Lücken; das Loch γ in der Seitenwand fehlt. Den Knorpel (*Km*) habe ich schon beschrieben. Es sind zwei Vomera und ein Intermaxillare vorhanden. Von der Concha habe ich noch eine Eigenthümlichkeit zu erwähnen, die SOLGER zuerst bei Python, wenn auch weniger ausgebildet, als ich es bei den Ascaloboten finde, beschrieben hat. SOLGER sagt nämlich l. c. pag. 470: »Bei Python tigris erstreckt sich ein schmaler knöcherner Fortsatz des Os. conchae auf den Anfangstheil der Einbuchtung der Knorpelwand (Fig. 1 *C'*), diese eine Strecke weit überragend.« Bei den untersuchten Ascaloboten fand ich Folgendes: Am hinteren Umfange des Jacobson'schen Organs geht vom Aussenrande der Concha ein Fortsatz über den quer verlaufenden Theil des Thränencanals, wie erwähnt, hinweg bis zur Seitenwand, dort endigt er aber nicht, sondern steigt bis zu dem am meisten einspringenden Theile des Anfangs des Muschelwulstes auf (Fig. 10 ist ein Schnitt, hinter dem, welcher die Verbindung von *c* zu *c'* enthielt), dort wendet er horizontal nach hinten um und verläuft immer auf dem am meisten vorspringenden Innenrande des Muschelwulstes, der Muschelröhre und der Muschelplatte bis in die Nähe des hinteren Endes der letzteren (*c* Fig. 9). Bei Hemidactylus ist es auf dem Querschnitte ein kleines halbmondförmiges Knochenblättchen, bei Platydactylus zeigte es etwa dieselbe Form, war aber ungleich massiger entwickelt und der Länge nach von einem grossen Markraum durchzogen.

Die Topographie der Drüsen am Dache der Mundhöhle habe ich oben schon gegeben. Zur Histologie derselben will ich hier nur nachtragen, dass bei Hemidactylus die im Bereiche des Zwischenkiefers gelegenen Drüsen im Grunde der Bälge von schleimig veränderten Zel-

Digitized by Google

len angefüllt waren, während das secernirende Epithel im Grunde der Drüsen im Bereiche des Oberkiefers aus kleineren, körnigen Cylinderzellen bestand, vielleicht handelt es sich, da die Formen allmälig in einander übergingen, nur um zufällig functionell verschiedene Zustände. Das Drüsenlager des Mittelfeldes lässt zwischen den Choanen eine Zusammensetzung aus zwei Schichten erkennen, wie dies auf Fig. 9 angedeutet ist. Die untere, breitere Schicht besteht aus einer Lage weiter, auf dem Epithel der Rachenhöhle ausmündender Schläuche, die mit im Verhältniss zur Grösse des Lumens niedrigen Zellen bekleidet sind, die obere schmälere Schicht setzt sich aus mehreren Lagen kleiner Drüsenquerschnitte zusammen, welche einen relativ viel höheren Cylinderepithelbelag zeigen. Die ersten functioniren wohl als Ausführungsgänge der zweiten.

Bei Platydactylus muralis fand sich noch eine eigenthümliche Verlagerung der eigentlichen Nasenhöhle im Verhältniss zur Vorhöhle und zum Jacobson'schen Organ, die wir bei andern Crassilinguiern noch viel ausgeprägter finden werden. Während nämlich bei dem Hemidactylus, wie bei den übrigen beschriebenen Sauriern, Vorhöhle und eigentliche Nasenhöhle in gerader Linie aufeinander folgen, ist bei Platydactylus der Anfang der letzteren zur Seite des hinteren Theils des Jacobson'schen Organs nach vorn, unter und neben dem hinteren Theile der Vorhöhle hin verschoben, so dass die Einmündungsstelle der letzteren in die eigentliche Nasenhöhle sich erst da findet, wo die Muschel gerade Plattenform annehmen will. Figur 2, die das Knorpelskelet dieser Gegend nach einem Modelle darstellt, wird einen Begriff von dieser Verschiebung geben können. Die äusserst stark entwickelte Concha, die zwischen den drei * * an dem Modell ausgespannt zu denken ist, grenzt den vorgeschobenen Theil der eigentlichen Nasenhöhle nach vorn von dem Jacobson'schen Organ und nach oben von der Vorhöhle ab; eine Verlängerung dieses Knochens geht aber auch hinter dem Jacobson'schen Organ in die Scheidewand zwischen Vorhöhle und den sich darunter erstreckenden Theil der eigentlichen Nasenhöhle ein. Es ist einleuchtend, dass bei diesem Thiere die Vorhöhle verhältnissmässig sehr lang sein muss, dem entsprechend ist auch der sie von oben bedeckende Knorpel verlängert, ein langer Schlitz trennt seinen unteren Rand von dem oberen Rande der Knorpelkapsel des Jacobson'schen Organs und dahinter von dem oberen Rand der mit dem hinteren Umfange der letzteren verwachsenen Schale, in der das vorgeschobene Ende der eigentlichen Nasenhöhle liegt; in diesen Schlitz kommt der verdickte laterale

Digitized by Google

Rand der Choncha zu liegen (zwischen den beiden nahe zusammenstehenden * in Fig. 2). Man sieht schon an dem Modelle, das wenig weit nach hinten ausgeführt ist, neben diesem Schlitz eine kleine Einbuchtung der oberen Wand der eigentlichen Nasenhöhle beginnen; diese wird nach hinten zu tiefer und bildet die Grundlage für den Muschelwulst, der freilich nicht eben so hoch ist, wie die Einbuchtung der Knorpelwand, weil auf der innern Seite der letzteren der verdickte laterale Rand der Concha übergreift, die von da nach innen und etwas nach unten zum Septum als Scheidewand für Vorhöhle und eigentliche Nasenhöhle zieht. Nicht nur das Innere der Einbuchtung der Knorpelwand ist ganz mit Knäueln der seitlichen Nasendrüse angefüllt, sondern diese nehmen den ganzen Raum in Anspruch, der sich zwischen der oberen Wand der eigentlichen Nasenhöhle, der Seitenwand der Vorhöhle und der Gesichtsplatte des Maxillare superius befindet (in dem in Fig. 2 das *N* steht). Alles dies sind Veränderungen, welche mit der geschilderten Verschiebung der Höhlen zusammenhängen; wir werden daher die Rückbildung des Muschelwulstes und die Anfüllung des eben umschriebenen Raumes mit den Bälgen der seitlichen Nasendrüse bei allen den Sauriern noch viel ausgeprägter finden, bei denen diese Verlagerung weiter durchgeführt ist. Die übrigen Verhältnisse der Muschel bei Platydactylus weichen nicht von dem Bekannten ab.

Von der Saurierfamilie, die Duméril und Bibron unter dem Namen der Eunotes im 4. Band ihrer Erpétologie générale beschreiben, habe ich altweltliche Acrodonten (Draco volans L. Grammatophora barbata Kaup.) und neuweltliche Pleurodonten, Leiosaurus Bellii DB., Liolaemus pictus, Sceloporus undulatus Bosc. untersucht. Die Zusammensetzung der Ethmoidalregion aus Vorhöhle und eigentlicher Nasenhöhle mit den charakteristischen Epithelien und Skelettheilen, das Vorhandensein des Jacobson'schen Organs mit den gewöhnlichen knorpligen und knöchernen Wänden und der Ausmündung in die Mundhöhle vor der Choane, die Beziehungen des Thränencanals zu einer Rinne, die am Dache der Mundhöhle von der Ausmündung des Jacobson'schen Organs bis in die Choane hinein verläuft, die seitliche Nasendrüse u. s. f., das alles sind Merkmale, die den Eunota mit den vorher beschriebenen Sauriern gemeinsam sind. Doch erscheinen bei allen Eunota, die ich untersucht habe, die Lagerungs- und Grössenverhältnisse der Vorhöhle zur Nasenhöhle und zum Jacobson'schen Organ in eigenthümlicher Weise verändert. Während nämlich bisher

Digitized by Google

mit Ausnahme des zuletzt erwähnten Platydactylus Vorhöhle und eigentliche Nasenhöhle in gerader Richtung auf einander folgten und beide mit einem grösseren oder kleineren Theile ihrer Länge über dem Jacobson'schen Organ lagerten, ist hier ein erheblicher Abschnitt, mitunter aber fast die ganze eigentliche Nasenhöhle unter und neben der Vorhöhle hinweg nach vorn verschoben, so dass die Oeffnung der Vorhöhle in die Nasenhöhle nicht, wie bei Lacerten, Brevilinguiern, Hemidactylus und Platydactylus lugubris in das vorderste Ende der eigentlichen Nasenhöhle, sondern mehr oder weniger von oben her in einen weiter nach hinten gelegenen Abschnitt, mitunter wie bei Sceloporus sogar in die allerhinterste Kuppel der Nasenhöhle führt. Die Vorhöhle erscheint in Folge dessen relativ sehr lang. SOLGER hat diese Lageveränderungen bei dem von ihm untersuchten Eunota ganz richtig bemerkt, er sagt l. c. pag. 478: »Letztere (die innere Nasenhöhle) unterminirt bei Chamäleon gewissermassen den Boden des Vorhofs, indem sie unter demselben nach vorn sich ausdehnt, wie es in geringerem Grade auch bei dem Leguan der Fall ist.« Ebenso pag. 479 von Tropidurus: »Der innere Raum erstreckt sich hier noch eine Strecke weit lateral von der Vorhöhle nach vorn.« Von den vorher beschriebenen Sauriern zeigte nur Platydactylus einen Ansatz zu einer Verschiebung der eigentlichen Nasenhöhle seitlich unter der Vorhöhle nach vorn. Gerade diese Beobachtung weist auf den Umstand hin, der diese Verlagerung bedingt haben mag; es ist dies die relative Kürze des Ethmoidaltheiles des Kopfes im Verhältniss zur Länge und Höhe bei den Eunotes, verglichen mit den Verhältnissen des gleichen Kopfabschnittes bei den Lacertiliern und Scincen; die Ascaloboten vermitteln in dieser Beziehung zwischen den stumpfschnäuzigen Leguanen und Agamen und den spitzschnäuzigen Fissi- und Brevilinguiern, es ist also ganz begreiflich, dass man bei Platydactylus muralis die Anfänge der Verlagerung findet, die bei Draco und Sceloporus aufs Höchste ausgebildet ist. — Die Spalte am Boden des Jacobson'schen Organs führt nicht, wie bei Lacerta und bei den meisten Scincen in einen ringsum abgeschlossenen Canal, der nur an seiner Einmündungsstelle durch eine niedrige Furche sich nach hinten fortsetzt, sondern sie öffnet sich in die obere Seite einer von da weiter nach hinten verlaufenden Rinne, ähnlich wie bei den Ascaloboten, nur dass die winklige Knickung derselben, die diesen eigenthümlich war, fehlt (*lR* Fig. 13 und 14). Zur Spalte im Boden des Jacobson'schen Organs steigt auf dem Querschnitte die Rinne vorn ziemlich senkrecht

Digitized by Google

auf, hinter derselben legt sie sich nach auswärts um und wird rasch tiefer. An der medialen Seite dieser Rinne beginnt beinahe gleichzeitig eine zweite, die meist in derselben Spalte oder ganz nahe derselben am Dache der Mundhöhle ausmündet; diese mediale Spalte (*mR* Fig. 13) ist anfänglich sehr niedrig und steigt nach oben und innen an; neben dem hinteren Umfange des Jacobson'schen Organs, da wo die laterale Rinne sich schon nach aussen umgelegt hat, wendet sich auch die mediale Spalte mit dem Grunde nach aussen und mündet auf den nächsten Schnitten über die laterale hinweg in eine grosse Höhle aus, deren Anfang schon vorher neben der Vorhöhle und über der nach aussen umgelegten lateralen Spalte zu sehen war. Das Lumen dieser Höhle ist sehr gross und erreicht beinahe das der Vorhöhle, das Epithel ist niedrig, einschichtig, cylindrisch. Diese Höhle (*Th* Fig. 13 und 14) ist das vordere Ende des Thränennasenganges. Dasselbe liegt in einer von der Seitenwand des Jacobson'schen Organs ausgehenden Knorpelschale, die aussen und oben durch das Maxillare sup. ergänzt wird, ganz ähnlich, wie dies an dem Modell von Platydactylus zu sehen war, nur dass dieselbe hier entsprechend grösser ist. Wenige Schnitte weiter rückwärts verkürzt sich die zwischen der medialen zum Thränennasengang führenden und der lateralen Rinne gelegene Falte, so dass der Thränencanal an der medialen oberen Seite einer Rinneam Dache der Mundhöhle ausmündet, wie in Fig. 14. Bald darauf erscheint noch eine zweite Spalte, die zwar mit dem Thränencanal und der lateralen Rinne ausmündet, mit dem Grunde aber sich medialwärts und nach oben vom Thränencanal erstreckt dicht unter der Scheidewand hin, die diesen von der Vorhöhle trennt. Diese Spalte führt zu dem am weitesten vorgebuchteten Theile der Vorhöhle, dessen längsovaler, schief gestellter Querschnitt wenige Schnitte weiter rückwärts in jener Scheidewand auftritt (*N* Fig. 15). Der Thränencanal verhält sich dabei verschieden: entweder schliesst er sich gegen die laterale Rinne schon vor Beginn der Choane ab, führt also vor derselben in die Rachenhöhle, so bei Sceloporus und Liolaemus; oder seine Mündung zieht sich innerhalb der Choane noch weit nach hinten; meist ist aber dann die Falte, welche sie von dem Zugang zur eigentlichen Nasenhöhle trennt höher, als die zwischen ihm und der lateralen Rinne befindliche (vergl. *Th* in Fig. 15), die Mündung ist also der letzteren und damit auch mehr der Rachenhöhle zugewendet, so bei Draco, Grammatophora und Leiosaurus. Das Gesagte lässt sich dahin präcisiren: Das Rachen-

Digitized by Google

ende des Thränencanals, mag die Ausmündung in die laterale Rinne schon in der Choane beginnen oder erst vor derselben, verhält sich ganz ähnlich, wie bei den Ascaloboten; es reicht über die Choane bis neben den hinteren Umfang des Jacobson'schen Organs nach vorn hinaus, stösst an eine aus der Knorpelkapsel des letzteren seitlich auswachsende Schale an und biegt an dieser nach unten und quer nach innen ab, um mit seinem vordersten Theile in einer Spalte (*mR*) medial neben der Rinne (*lR*) auszumünden; der Unterschied von den Ascaloboten ist nur der, dass bei diesen das quer nach innen über die laterale Rinne hinweglaufende Ende des Thränencanals sich allein an der medialen Seite der letzteren öffnet (Fig. 10 *Th*), und eine Verbindung mit der medialen Spalte (Fig. 10 *mR*) nur in Andeutungen vorhanden ist. Was den weiteren Verlauf des Thränencanals betrifft, so erscheint das Lumen desselben ganz unverhältnissmässig weit, die Scheidewände, die ihn von der unter ihm gelegenen lateralen Rinne und von der eigentlichen Nasenhöhle trennen, sind nur häutig (Fig. 16 u. 17 *Th*); am Ende der Choane schlägt er sich um einen von der Knorpelkapsel der Nasenhöhle herabsteigenden Fortsatz herum (*Af* in Fig. 18), um in den knöchernen Thränencanal einzutreten, ganz ähnlich, wie bei den übrigen Sauriern. Die Ausmündung der Thränenröhrchen verhält sich bei Grammatophora und Draco sehr eigenthümlich (vogelähnlich?): einmal theilt sich der Thränennasengang in zwei sehr ungleiche Aeste; der obere (vordere) von diesen ist sehr weit und bildet darin die directe Fortsetzung des einfachen Ganges, der untere (hintere) ist sehr eng (von wohl fünf bis sechsmal geringerem Durchmesser). Der weite Gang mündet früher in der am meisten nach vorn reichenden Bucht des Conjunctivalsackes mit einer weit klaffenden Spalte aus, die oben von einer sich an der Innenseite des Lides lang hinziehenden Falte begrenzt wird; der enge verläuft, auf dem Querschnitt von einem festen, faserknorpligen Ringe umschlossen, noch eine ganze Strecke horizontal an dem innern, ungetheilten Stücke der Lidfalte nach hinten, um sich aber noch vor Beginn der Lidspalte in einer feinen Rinne zu öffnen. Bei Sceloporus und Liolaemus sind die Thränenröhrchen beide eng und münden nahe dem innern Lidwinkel nebeneinander ein weniges unter dem Lidrande.

Im Obigen habe ich schon des dritten Umstandes gedacht, der der Nasenhöhle der Eunota eigenthümlich ist, nämlich, dass die Choane gleich am vordern Ende der eigentlichen Nasenhöhle be-

Digitized by Google

ginnt, wodurch diese also bis auf ein kurzes, hinteres, kuppelförmig geschlossenes Ende längs des ganzen Bodens aufgeschlitzt erscheint (*iC* und *aC* Fig. 15), nur bei Liolaemus besitzt das am meisten vorgeschobene Ende der eigentlichen Nasenhöhle in einiger Ausdehnung einen abgeschlossenen Boden.

Im Speciellen habe ich für Draco nachzutragen, dass das Jacobson'sche Organ bei diesem Thiere sehr wenig in die Breite entwickelt erscheint (*J* Fig. 12), offenbar hängt das mit der besondern Ausbildung des Processus dentalis und palatinus des Oberkiefers zusammen, die zu einer colossalen vierseitigen Platte, auf deren unterer Kante die Zähne aufsitzen (vergl. Fig. 15), aufgebläht erscheinen. Der Wulst, welcher bisher immer am Boden des Jacobson'schen Organs gefunden wurde, ist hier an die laterale Wand gerückt (*wJ* Figur 12) und springt horizontal nach innen vor; unter seinen Ansatze zieht sich die ausführende Spalte bis um sein hinteres Ende herum und auf die Seitenwand hinauf (Fig. 13); nur diese laterale Wand der Knorpelkapsel des Jacobson'schen Organs, die nach oben und aussen sich in die schon erwähnte Knorpelschale für das vordere Ende des Thränencanals fortsetzt, sowie die vordere Wand derselben sind entwickelt, an der oberen, unteren, inneren und hinteren Seite treten die Concha und der (einfache) Vomer für den Knorpel ein. Bis an den hinteren Rand des Jacobson'schen Organs ist übrigens der Vomer durch das über ihn hinweggeschobene Palatinum (*p* Fig. 15) doublirt. An dem Querschnitte der Nasenhöhle vor der Einmündung der Vorhöhle (Fig. 15) unterscheidet man einen unter dem Vomer und Palatinum, von der äusseren Choane aus, schräg nach aussen aufsteigenden Gang, der an seinem oberen Ende in die horizontal über dem Vomer gelagerte eigentliche Nasenhöhle (*N* Fig. 15) umbiegt; die Oeffnung, mit der beide in einander übergehen, ist als innere Choane aufzufassen; der aufsteigende Gang reicht wie oben schon im Allgemeinen beschrieben, bis vor die Choane und gehört zu der Rinne (*R*), in deren Grunde auf einer Falte, die dieselbe in zwei Nischen theilt, ähnlich, wie bei den Ascaloboten, der Thränennasengang ausmündet; nur dass das gegen die Nasenhöhle abgeschlossene Stück der Rinne, hier, wie bei den übrigen Eunota, sehr kurz ist (vgl. Fig. 11 mit Fig. 14 u. 15). Die eigentliche Nasenhöhle besitzt nur eine knorplige Decke, welche vorn aus dem oberen Rand der Innenwand der Knorpelschale des Thränencanals (*K Th* Fig. 13 und 14), welche diesen von der Vorhöhle scheidet, hervorgeht; diese knorplige Decke stösst in einem Winkel mit der stärker

Digitized by Google

gebogenen Decke der Vorhöhle zusammen, beide sind durch eine Spalte geschieden, in die sich eine Strecke weit ein von der Concha stammender Knochensplitter einlegt. Je näher man nach hinten der Ausmündung der Vorhöhle in die unter und nach aussen von ihr gelegene eigentliche Nasenhöhle kommt, um so mehr schiebt sich das knorplige Dach der letzteren am untern Rande des Daches der ersteren vorbei in die sonst nur häutige Scheidewand zwischen beiden hinein (nicht, wie in Fig. 15). Die Grenze zwischen Vorhöhle und eigentlicher Nasenhöhle steht, wenn man die Beschaffenheit des Epithels allein berücksichtigt frontal, doch wird die laterale Hälfte der Scheidewand zwischen beiden durch eine von der Decke nach innen und unten vorspringende Falte noch eine Strecke weit in der eigentlichen Nasenhöhle fortgesetzt; diese Falte ist mit dem freien Rande etwas mehr nach unten gesenkt, als die Scheidewand, aus der sie hervorgeht (vergl. Fig. 15 mit Fig. 16). In dieselbe tritt eine Verlängerung desselben Knorpelblattes, welches sich vorher vom Dache der eigentlichen Nasenhöhle aus in die Scheidewand einschob, als Stütze ein; an die obere Seite dieses legt sich, freilich viel weniger weit in die Falte vordringend, der untere Rand der Fortsetzung, welche das Dach der Vorhöhle über den über der Falte gelegenen Theil der eigentlichen Nasenhöhle aussendet, ein, verschmilzt aber erst am hinteren Ende mit dem ersteren (vergl. Fig. 16). Diese Falte hat ganz das Aussehen einer Muschel; sie wird als solche dadurch charakterisirt, dass einmal die Knäuel der seitlichen Nasendrüse, welche schon vorher den Winkel zwischen dem Dache der Vorhöhle der eigentlichen Nasenhöhle ausfüllen (*ND* Fig. 15), in das Innere der muschelförmigen Falte eindringen (*ND* Fig. 16); noch mehr aber dadurch, dass ihre obere Seite von hohem Riechepithel mit den charakteristischen einfachen Drüsen (*BD* Fig. 16) bekleidet ist, welches sich von da über die Decke am ganzen Septum herunter erstreckt; in den unter die Vorhöhle vorgeschobenen Theil der eigentlichen Nasenhöhle dringt dasselbe nicht ein. Der Ausführungsgang der seitlichen Nasendrüse tritt, wie überall, an der Grenze zwischen Vorhöhle und eigentlicher Nasenhöhle auf der Höhe des die Oeffnung begrenzenden Randes in die Nasenhöhle. Das Knorpelblatt (*Kv*), welches bei den bisher beschriebenen Sauriern am Boden der Nasenhöhle längs des unteren Randes des Septums nach hinten lief, fehlt bei Draco vollständig — dafür fungirt offenbar das weit vorgeschobene Palatinum. Am hinteren Ende der Nasenhöhle senkt sich das knorplige Dach zur Bildung einer

Digitized by Google

Seitenwand herab, wärend das Palatinum, wie gewöhnlich, die innere Choane hinten abschliesst; das Palatinum tritt auch an der hintern Knorpelkuppel, deren Innenrand, wie bei Lacerta, neben dem Septum nach vorn gebogen ist, für den mangelnden Boden ein. Der Ausschnitt in der Decke für den Durchtritt der Riechnerven ist bei Draco sehr kurz und sehr klein. Der Thränencanal ist sehr weit und namentlich sehr hoch (*Th* Figur 15 und 16), er liegt nur häutig von der Nasenhöhle geschieden, in ihrer ganzen Höhe neben derselben und wird nur durch die untere Nische der Rinne (*R*) vom Gaumenfortsatze des Maxillare. sup. getrennt. Von aussen umgibt ihn anfangs der aufsteigende Ast des Maxillare superius, der sich noch mit einem Fortsatze auf die obere Seite der Nase herumschlägt und zur Nahtberührung mit dem kleinen Nasale kommt. Von der Einmündungsstelle der Vorhöhle in die eigentliche Nasenhöhle an verschwindet der Gesichtsfortsatz des Maxillare und die äussere Seite des Thränencanals liegt ohne knöcherne Bedeckung unter der äusseren Haut, wie in Fig. 16. Den Rest des Verlaufes nach dem oben Gegebenen detaillirt zu schildern wäre zwecklos; nur soviel sei bemerkt, dass Draco keinen allseitig geschlossenen knöchernen Thränencanal und kein Lacrymale Web. besitzt. Das Intermaxillare von Draco ist sehr schmal es fehlt ein eigentlicher Gaumenfortsatz, dafür schieben sich hinter ihm die Maxillaria vor der knorpligen Nasenkapsel bis zur Nahtberührung zusammen; der aufsteigende Ast des Intermaxillare ist sehr lang. Ueber die eigenthümliche Form der Gaumenplatte des Maxillare, die zugleich als Zahnfortsatz fungirt, belehrt Fig. 15. Draco zeichnet sich vor allen bisher besprochenen Sauriern dadurch aus, dass er nicht blos ein dickes Drüsenlager am Gaumen nach innen von den Zähnen bis zum Aussenrande der Choane hin besitzt, sondern noch ein zweites aussen von den Zähnen in der oberen Lippe. Dem Mittelfelde fehlen Drüsen.

Bei Grammatophora barbata sind die Verhältnisse denen von Draco im Wesentlichen so ähnlich, dass ich mich auf Weniges beschränken kann. Da die Apertura nasalis externa ziemlich weit nach hinten liegt, verläuft die Vorhöhle in einem nach vorn convexen Bogen, ihre Einmündung in die eigentliche Nasenhöhle steht schräg, der frontalen genähert; in der Mitte ihres Verlaufes ist die Vorhöhle in der Richtung von hinten nach vorn stark ausgedehnt. Unter ihr und etwas nach aussen von ihr buchtet sich die eigentliche Nasenhöhle weit nach vorn aus. Von der Umrandung der Einmündung der Vorhöhle aus geht ebenso, wie bei Draco, in Form einer von der Decke nach

Digitized by Google

unten und innen herabhängenden Platte die Muschel aus, doch imponirt sie hier dadurch viel mehr als ein selbständiges Gebilde, dass der mit der Umrandung der Vorhofsmündung zusammenhängende vordere Theil niedriger ist, als der hintere freie. Das Ende der Muschel ist abgerundet. Der dieselbe stützende Knorpel ist nicht, wie bei Draco, der Länge nach geschlitzt, sondern macht von seinem Anfange an den Eindruck einer continuirlichen, spitzwinklig geknickten Knorpelplatte, in deren Höhlung, wie gewöhnlich, die Knäuel der seitlichen Nasendrüse enthalten sind. Die Ausmündung des Thränencanals zeigt das Besondere, dass sie wieder mehr dem bei Platydactylus Beschriebenen ähnelt.

Von den neuweltlichen Eunota zeichnet sich Liolaemus pictus in sehr eigenthümlicher Weise dadurch aus, dass das vordere Ende des Jacobson'schen Organs nicht unter, sondern neben dem Vorhofe gelegen ist. Es besitzt dasselbe in Folge dessen ein knorpliges Dach, das aus dem oberen Rande des Septums hervorgeht; die Concha trennt es an der lateralen Seite von der Vorhöhle ab. Gegen das Ende des Jacobson'schen Organs schiebt sich allmälig die Vorhöhle über dasselbe hinweg, ohne aber das Septum vorerst zu erreichen, zugleich stellt sich auch die Concha horizontal ein. Diese eigenthümliche Verlagerung hängt wohl damit zusammen, dass das Jacobson'sche Organ verglichen mit der Vorhöhle, ungewöhnlich massig entwickelt ist. Die Knorpelkapsel des Jacobson'schen Organs ist viel vollständiger als bei Draco, auch der Knorpelfortsatz, der von ihr am unteren Rande des Septums unter der Nasenhöhle nach hinten zieht, fehlt nicht (derselbe ist in Fig. 17 und 18 fälschlich mit »*vm*« anstatt *Kv* bezeichnet). Am hinteren Rande des Jacobsonschen Organs krümmt sich die Concha mit einem mächtigen Fortsatze zwischen Vorhöhle und Septum bis zur Decke in die Höhe. Dieser Fortsatz ist von hinten her ausgehöhlt und umfasst schalenartig das nach innen und unten von der Vorhöhle neben dem Septum hin vorgeschobene blinde Ende der eigentlichen Nasenhöhle. Durch die sich allmälig nach hinten erweiternde eigentliche Nasenhöhle wird die Vorhöhle immer weiter nach aussen gedrängt, so dass sich der Verlauf derselben im Ganzen folgendermassen stellt: Sie läuft von der Apert. nas. externa erst quer nach innen und nähert sich dem Septum, dann biegt sie um und verläuft leicht geschlängelt schräg nach aussen und hinten, wobei sie zuerst das Jacobsonsche Organ, dann die Concha (hier kommt sie dem Septum am nächsten), und endlich die eigentliche Nasenhöhle in immer breiterer Ausdehnung

Digitized by Google

nach innen neben sich hat. In die Scheidewand zwischen innere Nasenhöhle und Vorhöhle tritt eine Verlängerung des lateralen Blattes der eben erwähnten Schale der Concha, das bis zur Einmündung reicht, ein. Oben sitzt dasselbe am knorpligen Nasendache fest, unten am freien Rande eines Knorpelblattes, auf das ich gleich noch zurückkomme. Die Vorhöhle bildet eine Einbiegung an der lateralen Wand der unter und neben ihr nach vorn verschobenen eigentlichen Nasenhöhle; übrigens erstreckt sich letztere nicht ganz an der unteren Seite der Vorhöhle herum, sondern neben ihr findet sich noch der Thränencanal. Zwischen Vorhöhle und den darunter liegenden Theil der Nasenhöhle und den Thränencanal tritt das horizontal liegende Ende eines beinahe röhrigen Knorpelblattes ein, welches vom oberen Rande des Septum ausgehend um die Vorhöhle herumläuft. Vorn hängt es mit der Kapsel des Jacobson'schen Organs und der Schale für das vordere Ende des Thränencanals zusammen, bildet also eine vollständige Röhre; hinter dem Ende der Knorpelkapsel des Jacobson'schen Organs da, wo sich die eigentliche Nasenhöhle zwischen Vorhöhle und Septum einschiebt, wird es zu einer an der Innenseite aufgeschlitzten Röhre, die durch den erwähnten Fortsatz der Concha verschlossen wird (ähnlich, wie in Fig. 17, nur dass hier schon die Concha fehlt). Von Röhre und Halbröhre geht ein leistenartiger Fortsatz nach aussen und unten, der eine unvollständige Decke und Aussenwand für den an der unteren Seite der Röhre hingehenden Thränencanal bildet. An der inneren Wand der Einbuchtung, welche die Vorhöhle von oben und innen her in die eigentliche Nasenhöhle macht, findet sich die sagittal gestellte Oeffnung der Vorhöhle in die eigentliche Nasenhöhle. Diese Stellung der Oeffnung in einer sagittalen Ebene ist nur dadurch möglich, dass hinter derselben die Einbuchtung der Seitenwand, in der die Vorhöhle enthalten war, durch einen Wulst fortgesetzt wird, ganz ähnlich, wie dies SOLGER von einem Leguan (l. c. p. 480) geschildert und (Taf. XVI Fig. 5) abgebildet hat. Die oben beschriebene Knorpelröhre krümmt sich um das hintere Ende der Vorhöhle kuppelförmig herum, biegt aber dann wieder aus der frontalen Stellung in die sagittale ein und bildet für den hinter der Oeffnung befindlichen Wulst, als ein auf dem Querschnitte rechtwinklig gebogenes Blatt, die feste Unterlage (vergl. Fig. 17 mit Fig. 18). Nach hinten zu wird der rechte Winkel mit der abnehmenden Höhe des Wulstes zu einem stumpfen ausgerundet, bis er sich endlich ganz verliert. Am lateralen Rande des horizontalen Schenkels die-

Digitized by Google

ses Knorpelblattes ist ein Streifen als Decke des Thränennasenganges besonders abgebogen. Aus dem Scheitel des rechten Winkels springt ein kammartiger Fortsatz nach innen vor (vgl. Fig. 18 , der nach hinten ebenfalls undeutlich wird. Die Höhlung, welche dies rechtwinklig gebogene Knorpelblatt von innen und unten, die hintere Kuppel der Vorhöhle von vorn, und das Praefrontale (WEBER) von aussen begrenzen, wird durch die Knäuel der seitlichen Nasendrüse (vgl. Fig. 18 *ND*), deren Ausführungsgang die Einmündungsstelle der Vorhöhle in die eigentliche Nasenhöhle am hinteren Rande durchbricht, ausgefüllt. Die Knäuel ziehen sich auch noch in dem auf dem Querschnitte rechtwinkligen Raume zwischen der die Vorhöhle einschliessenden Knorpelröhre und der von dieser entspringenden knorpligen Decke und Aussenwand des Thränennasenganges eine Strecke weit nach vorn (vgl. Fig. 17 *ND*). Das hohe Riechepithel beginnt an der Aussenwand erst auf dem Wulste hinter der Einmündung der Vorhöhle, erstreckt sich aber am Septum und der Decke weiter nach vorn. Der Fortsatz der Nasenkapsel, um den sich der Thränencanal nach aussen herumschlägt, ist bei Liolaemus besonders stark ausgebildet. Der knöcherne Thränencanal ist lang und allseitig geschlossen und zwar betheiligt sich an der Bildung seiner äusseren und oberen Wand das ungewöhnlich grosse Lacrymale (WEBER) (*l* Fig. 18). Sceloporus ähnelt in Bezug auf Vorhöhle, Jacobson'sches Organ und Thränencanal sehr dem Draco volans. Nur ist das Knorpelskelet des Jacobson'schen Organs viel entwickelter. Es sind zwei getrennte Vomera vorhanden; an Stelle ihres aufsteigenden Fortsatzes bildet, wie bei Lacerta, der untere Rand des Septums die Innenwand des Jacobson'schen Organs. Der von der Hinterwand des Jacobson'schen Organs neben dem Septum nach hinten ziehende Knorpelstreif (*Kv*) ist in grosser Breite vorhanden; er liegt horizontal und zerfällt durch eine lange Oeffnung in eine dicht am Septum hinlaufende und eine die Choane von innen her begrenzende Spange; derselbe schliesst auch, nach der Seitenwand herüberziehend, an Stelle des äusserst schwach entwickelten Palatinums die innere Choane von hinten ab. Da nun bei diesem Saurier Vorhöhle und eigentliche Nasenhöhle ein gemeinsames vom oberen Rande des Septums ausgehendes knorpliges Dach zeigen und letztere im hinteren Theile sogar eine vollständige laterale Wand besitzt, so erscheint das Knorpelskelet der Nasenhöhle hier ausnahmsweise vollständig; doch will ich nicht unterlassen zu bemerken, dass das untersuchte Exemplar jung zu sein schien. In dem Winkel, in welchem das Dach der Vorhöhle und der eigentlichen Nasenhöhle

Digitized by Google

zusammenstossen, liegen die Knäuel der seitlichen Nasendrüse, die Ausmündung durchbricht wieder den Rand der Einmündung der Vorhöhle in die eigentliche Nasenhöhle. Diese Einmündungsstelle liegt, wie oben schon bemerkt, in der allerhintersten Kuppel der Nasenhöhle, hinter der inneren Choane. Sie sieht nach unten. Schon der vor ihr gelegene Theil der eigentlichen Nasenhöhle zeigt an der durch die darüber gelegene Vorhöhle und die seitliche Nasendrüse nur wenig eingebuchteten Decke hohes Riechepithel mit den charakteristischen einfachen Drüsen, dasselbe zieht sich auch an der Seitenwand herunter und bedeckt die hintere Kuppel, scheint aber diesmal am Septum zu fehlen. Sceloporus besitzt, wie Draco, sicher eine Drüsenreihe an der Oberlippe aussen von den Zähnen; ob es sich innen von den Zähnen und auf dem Mittelfelde um Drüsen, oder um die Querschnitte von leistenartigen Papillen des Bindegewebes mit dazwischen eingewuchertem Epithel handelt, wie bei Liolaemus, darüber konnte ich bei dem etwas mangelhaften Erhaltungszustande des Exemplars nicht vollständig ins Klare kommen. Bei Leiosaurus Bellii liegt das Jacobson'sche Organ zwar nicht so rein nach innen von der Vorhöhle, wie bei Liolaemus, aber doch nach innen und unten von derselben. Die Grösse des Jacobson'schen Organs verglichen mit der Vorhöhle fällt hier womöglich noch mehr in die Augen, als bei jenem Saurier. In ähnlicher Weise, wie dort, liegt wenigstens sein medialer Umfang direct unter der vom Septum ausgehenden knorpligen Decke. Im Uebrigen (Verlauf und Mündung der Vorhöhle, Bildung des drüsengefüllten Wulstes hinter derselben u. s. f.) gleicht bei Leiosaurus Alles den von Liolaemus beschriebenen Verhältnissen; nur dass der die Ausmündung der Vorhöhle von hinten her begrenzende Wulst viel länger und freier ist, indem die Nasenhöhle sich nicht nur unter demselben weg, sondern weiter rückwärts auch an seiner Aussenseite in die Höhe krümmt; das hintere freie Ende desselben ist abgerundet. Während ihm dicht hinter der Ausmündung der Vorhöhle ein rechtwinklig geknicktes Knorpelblatt zu Grunde liegt, steigt in seinem hinteren Theile ein spitzwinklig geknicktes von der Decke aus hinein. Das ganze Bild nähert sich dadurch dem von Platydactylus bekannten, indem der nach innen von der Vorhöhle vorgeschobene Theil der eigentlichen Nasenhöhle kurz ist, im Verhältniss zu dem hinter derselben gelegenen.

Die Nasenhöhle von Chamaeleo ist schon von SOLGER beschrieben worden (l. c. p. 478). Derselbe hat auch schon der Thatsache Erwähnung gethan, dass die eigentliche Nasenhöhle die Vor-

Digitized by Google

höhle gewissermassen unterminirt (vergl. mein Citat pag. 112). Folgendes möchte ich nachtragen. In der reichlichen ersten Hälfte seines geschlängelten Verlaufes (SOLGER) füllt der Vorhof allein den Querschnitt der ganzen Nase aus. Erst nahe der letzten Biegung desselben taucht innen neben ihm der Querschnitt der eigentlichen Nasenhöhle auf; derselbe legt sich bei Chamaeleo vulg. auch noch etwas über die obere Seite der Vorhöhle hinweg. Mit dem Beginn der inneren Choane verbreitert sich die eigentliche Nasenhöhle stark und erstreckt sich nicht blos nach innen neben der Vorhöhle in die Höhe sondern auch breit unter derselben hin, so dass letztere einen von oben und aussen einragenden Wulst an der lateralen Wand der eigentlichen Nasenhöhle bildet. Auf diesem sieht man die längsovale, bei Chamaeleo dilepis beinahe sagittal stehende Oeffnung; bei Chamaeleo vulgaris steht sie mehr horizontal und sieht nach oben. Der hinter derselben befindliche Theil des Wulstes ist ganz mit den Knäueln der seitlichen Nasendrüse, deren Ausführungsgang an der gewöhnlichen Stelle in die Nasenhöhle führt, angefüllt; alles ähnlich, wie bei Liolaemus. Auch die Skeletverhältnisse dieser Gegend sind ganz ähnliche, wie bei dem genannten Saurier. Bei Chamaeleo vulgaris umgeben zwei durch eine Basalplatte verbundene Knorpelschalen die vorderen Enden der Vorhöhlen, sie sind an der äusseren Seite für die Apertura nasalis ext. in viel grösserem Umfange, als diese Oeffnung erfordert, ausgeschnitten. Das Knorpelblatt, welches am Boden der Vorhöhle hinläuft und dem Jacobson'schen Organe zugleich als Decke dient, ist, wie schon SOLGER richtig bemerkt hat, von dem unteren Rande des Septums durch eine Spalte geschieden (vgl. Fig. 19). Für das vordere Ende des Thränencanals ist in die Unterseite dieser Platte eine Grube eingegraben; von der Choane an werden die Knorpelwände derselben zuerst theilweise, später ganz durch das Maxillare sup. ersetzt. Das am meisten nach vorn medialwärts von der Vorhöhle vorgeschobene Ende der eigentlichen Nasenhöhle liegt in einer Knorpelschale, welche sich dadurch bildet, dass sich der innere Rand des knorpligen Bodens der ersteren aufkrümmt und mit dem Septum verbindet; weiter nach hinten bildet dieser aufgekrümmte Rand eine bis zum innern Rande der horizontal gelagerten Mündung der Vorhöhle in die eigentliche Nasenhöhle aufsteigende Scheidewand zwischen beiden Höhlen. Von der Choane an zieht sich, wie gesagt, die eigentliche Nasenhöhle unter dem Boden der Vorhöhle bis zum Thränencanale, der aussen von ihr gelegen ist, hin. Jetzt sieht man deutlich, dass das ganze Knorpelskelet der Vorhöhle dem

Digitized by Google

von Liolaemus ganz ähnlich ist. Es geht nämlich vom oberen Rande des Septums ein Knorpelblatt horizontal nach aussen, das lateralwärts in Form einer (hier nach oben) aufgeschlitzten Röhre um die Vorhöhle herumgerollt ist. Der hintere Abschluss der Röhre und ihr Verhältniss zu dem hinter der Einmündung gelegenen Wulst und zu der seitlichen Nasendrüse, sind ganz, wie bei jenem Saurier. Etwas anders stellten sich die Verhältnisse bei einem Chamaeleo dilepis. Hier ist nämlich die Platte, welche die Knorpelschalen der Vorhöhlen miteinander verbindet, nicht wie bei vulg. breit an diese angewachsen, sondern erscheint nur durch eine dünne Spange, die von ihrem oberen Rande ausgeht, mit ihnen verbunden, das gleiche Verhältniss bleibt auch weiter hinten bestehen, und so bildet sich zwischen dem Septum und der Knorpelschale der Vorhöhle eine nach unten offene; sonst knorplig geschlossene Rinne, welche nach hinten zu immer tiefer wird. Sie ist zuerst nur mit gefässhaltigem Bindegewebe ausgefüllt, dann steigt in sie die Höhle des rudimentären Jacobson'schen Organs auf, ohne sie aber ganz einzunehmen und hinter diesem füllt sie wieder nur Bindegewebe; von unten schiebt sich der (bei Chamaeleo in der Einzahl vorhandene) Vomer vor den Eingang in dieselbe. Die Rinne wird weiter nach hinten immer höher und breiter, endlich erscheint in ihr das vordere Ende der bei Chamaeleo dilepis nur neben der Vorhöhle (nicht über dieselbe) nach vorn ausgebuchteten eigentlichen Nasenhöhle, das also hier in derselben Rinne gelegen ist, in der sich weiter nach vorn das Jacobson'sche Organ findet. Darauf bildet sich eine Oeffnung an der lateralen Wand der Rinne, durch welche Vorhöhle und eigentliche Nasenhöhle mit einander communiciren, wodurch dann das ganze Knorpelblatt dasselbe Aussehen erhält, wie bei Chamaeleo vulgaris, nur dass die Mündung der Vorhöhle nicht nach oben, sondern nach innen sieht. Darin stimmte auch ein zweites Exemplar von Chamaeleo dilepis mit dem eben geschilderten überein, das aber wieder in Bezug auf die Bildung der Knorpelhöhle für das Jacobson'sche Organ mehr mit vulgaris übereinkam. Die beschriebenen, nicht unbedeutenden Variationen bei Arten ein und derselben Gattung und sogar bei verschiedenen Individuen ein und derselben Art würden mich noch mehr in Verwunderung gesetzt haben, wenn ich nicht vorher schon am Carpus und Tarsus von Chamaeleo ähnliche individuelle Unterschiede gefunden hätte, über die ich nächstens genauer zu berichten gedenke. In den oberen Rand des hinteren Umfangs der knorpeligen Nasenkapseln, welche allein unter allen untersuchten Sauriern

Digitized by Google

hinten mit dem Septum continuirlich verbunden waren, ist jederseits ein grosses Loch eingegraben, in dem ein Augenmuskel entspringt; die defecte Aussenwand desselben hilft das Praefrontale abschliessen. Die Ausschnitte für den Durchtritt der Riechnerven sind sehr klein. Hohes Riechepithel mit den charakteristischen einfachen Drüsen beginnt an der Aussenwand erst hinter der Einmündung der Vorhöhle, an dem Septum reicht es weiter nach vorn. In dem vorderen Theile der eigentlichen Nasenhöhle ist das Bindegewebe der Mucosa sammt dem schleimigen Epithel in vielen Fältchen und Leisten erhoben, wie sie sich ähnlich im Innern der unten zu erwähnenden Gaumendrüsen finden. Die vordere Mündung des Thränennasenganges verhält sich ganz wie bei Draco u. s. f., das heisst sie beginnt schon eine Strecke weit vor der Choane in einer zu dieser führenden Rinne, zieht sich aber noch innerhalb der Choane weit nach hinten; die ganze Spalte war bei einem gar nicht sehr grossen Chamaeleo dilepis etwa 2 mm lang, der übrige Verlauf gleicht wieder dem von Liolaemus und Leiosaurus. Ich kann mich darüber, ob nur ein weites Thränenröhrchen vorhanden ist, oder ob, wie bei Draco und Grammatophora, neben diesem noch ein zweites enges existirt, nicht ganz sicher aussprechen, da ich auf diesen Punkt zu spät aufmerksam wurde. Das Chamaeleon besitzt am Gaumen ein ausserordentlich reiches Drüsenlager, ebenso auf dem Mittelfelde und innerhalb und ausserhalb der Zahnreihe.

Ich schliesse mit der Beschreibung der Nasenhöhle eines grossen Exemplares von Monitor albogularis Gray, das ich untersuchen konnte. Die Apertura nasalis externa liegt, wie bei einer ganzen Reihe Arten dieser Gattung, nahe dem inneren Augenwinkel, der Hinterrand derselben ist von diesem knapp 1 Centimeter, der Vorderrand von der Schnauzenspitze beinahe 4 Centimeter entfernt. Von der Apertura externa führt ein rundlicher, horizontaler Canal, dicht unter der Haut, welche durch ihn wulstig aufgetrieben erscheint, nach vorn bis nahe an die Schauzenspitze, um dann über eine schräg stehende Falte hinweg in die Wand an Wand mit ihm nach hinten ziehende Vorhöhle umzubiegen (der ➤⟶ ist in Fig. 5 mit der Spitze in diesem Zuleitungsrohre steckend gedacht). Dieser Canal ist offenbar eine Weiterbildung der bei Lacerta genau beschriebenen Rinne, die dort zum vorderen Ende der Vorhöhle führt; der Canal[1]) besitzt auch

[1]) Entspricht derselbe den poches ou des espèces d'évents, von denen D. B. Erpétologie générale pag. 468 reden?

Digitized by Google

dieselben Skelettheile in seinen Wandungen, wie jene Rinne; den Boden bildet die obere Seite des Gaumenastes des Maxillare superius, an dem sich ein an jedem Skelet und in jeder guten Abbildung sichtbarer, rinnenartiger Eindruck für den Canal befindet; die mediale Wand enthält Knorpel, die laterale dagegen ist, soviel ich sehen kann, nur häutig. Der Zweck dieser besonderen Complication des Eingangs in die Nasenhöhle wurde mir durch den öfteren Befund von Zecken in der Vorhöhle der auswärtigen Saurier etwas verständlicher. Die Vorhöhle läuft dicht unter der Decke der Nase nicht nur über der oberen Seite des Jacobson'schen Organs, sondern auch hinter diesem über einen kugelförmigen Nebenraum, der sich von unten her mittelst eines querovalen Loches in dieselbe öffnet, hinweg. Die Decke des Jacobson'schen Organs und den Boden der eigentlichen Vorhöhle bildet wie gewöhnlich die Concha (vgl. Fig. 5); dieser Knochen besitzt hier an seinem hinteren Rande einen Ansatz von der Form einer halben Hohlkugel; die Lichtung der halben Hohlkugel ist nach oben gewendet; er bildet die feste Grundlage für den erwähnten eigenthümlichen Nebenraum, der nur mit der Vorhöhle communicirt. Die hintere Wand desselben, die ihn von der eigentlichen Nasenhöhle trennt, scheint nur eine Falte der Schleimhaut, die keine festeren Bestandtheile enthält, zu sein. Noch etwas über die Hinterwand dieser Zelle nach hinten hervorragend mündet das ein wenig nach innen gedrehte Ende der Vorhöhle mit einer annähernd frontal gestellten, querovalen Oeffnung in einen grossen, die ganze Breite und Höhe der Nasengend einnehmenden Raum von etwa cubischer Form: in die eigentliche Nasenhöhle. Aus dem schon Gesagten erhellt, dass dieselbe etwas nach innen und unten von dem Ende der Vorhöhle vorgebuchtet ist. Wenn man davon absieht, so kann man sagen, die Einmündungsstelle befindet sich in der lateralen oberen Ecke der als viereckig aufgefassten vorderen Wand der eigentlichen Nasenhöhle. Von der Seitenfläche der eigentlichen Nasenhöhle springt ein breiter Wulst nach innen und unten vor; auf dem Querschnitte würde dieselbe rechtwinklig geknickt aussehen. Es sind also hier wieder ähnliche Verhältnisse, wie bei Liolaemus, nur dass der die hintere Umrandung der Einmündung umziehende Wulst nicht so stark hervorragt, dass er dieselbe frontal einstellt. Eigenthümlich ist der hintere Rand des Wulstes gestaltet; er ist zu einer in der Richtung von rechts nach links comprimirten, mit dem freien Rande nach vorn und innen gestellten Platte umgerollt; die convexe, auf Fig. 5 sichtbare, innere und zugleich hintere Seite der Platte hat eine spitzwinklig dreieckige

Digitized by Google

Contour, die Spitze des Dreiecks zieht sich gegen die Decke hinauf. Hinter diesem nach vorn umgerollten Rande erstreckt sich eine Ausbuchtung der Nasenhöhle an der Aussenseite des Wulstes nach vorn. Die Choane ist ein colossal weites, längsovales Loch; der durchschnittene Innenrand derselben verdeckt in Figur 5 gerade die unterhalb des Muschelwulstes etwa der Mitte der Choane entsprechend an dem unteren Rande der Seitenwand gelegene, schlitzförmige Oeffnung des Thränencanals. Die enge Rinne, welche bei Lacerta am Dache der Mundhöhle von der Choane zur Ausmündungsstelle des Jacobson'schen Organs führte, ist hier in eine breite, aber wenig tiefe Furche umgewandelt. Genauere, namentlich mikroskopische Untersuchungen erlaubte der schlechte Erhaltungszustand des Exemplars nicht, doch ist kein Zweifel darüber, dass der Wulst hinter der Einmündung der Vorhöhle die seitliche Nasendrüse enthält und ebenso aufzufassen ist, wie bei Liolaemus. — Der schalenartige Ansatz an die Concha war auch an einem Skelet von Monitor Gouldii aus unserer Sammlung zu sehen. Cuvier hat denselben in den Ossemens fossiles (Paris 1824) Tome V, II. Partie deutlich beschrieben und abgebildet, er sagt pag. 260: »Toute la partie antérieure et inférieure de chaque grande narine osseuse est occupée par un os en forme de cuiller $\beta\beta$ Fig. 1 u. 2 (Taf. XVI), qui vu par dessus, est concave en arrière et convexe en avant, et qui répond manifestement au cornet inférieur du nez«. Diese Beschreibung bezieht sich auf Monitor niloticus. Den eigenthümlichen Nebenraum der Vorhöhle der Nase, den die hintere ausgehöhlte Hälfte der Concha enthält, habe ich in der mir zugänglichen Literatur nicht erwähnt gefunden.

Die Zusammensetzung der Ethmoidalregion aus Vorhöhle und eigentlicher Nasenhöhle mit den charakteristischen Epithelien und Drüsen hat sich für alle untersuchten Saurier als constant erwiesen, nur die Lagerungsbeziehungen dieser beiden Hauptabschnitte wechselten, indem sie bei der einen Gruppe (Fissilinguier und Brevilinguier und Hemidactylus und Platydactylus lugubris) in gerader Linie hinter einander folgten, bei der anderen Gruppe (alle Crassilinguier mit Ausnahme der beiden genannten Ascaloboten) mehr oder weniger über oder neben einander weg verschoben waren. Der für diesen Unterschied verantwortlich zu machende Factor wurde schon auf p. 112 präcisirt, es ist die grössere (Hintereinanderlagerung) oder geringere (Verschiebung) Länge der Nasengegend; mit diesem Erklärungsversuche stimmte die mittlere Stellung von Platydactylus muralis vortrefflich überein. Sowohl aus der Ontogenese von Lacerta, als

Digitized by Google

auch aus der Betrachtung, dass das einfachere Verhältniss im Allgemeinen als das ältere gelten müsse, lässt sich entnehmen, dass die Verschiebung der beiden Abschnitte der Nasenhöhle an einander vorbei als eine spätere Anpassung an die verminderte Länge des Ethmoidaltheiles des Kopfes aufzufassen sei. Mit welcher Veränderung in der Lebensweise diese Verkürzung des Gesichts zusammenhängen mag, ist hier nicht zu erörtern. Ziemlich parallel mit dem angeführten Unterschiede geht ein verschiedenes Verhalten des vorderen Endes des Thränennasenganges; bei der ersten Gruppe (mit Ausnahme der Ascaloboten) beginnt derselbe erst innerhalb der Choane, bei den Crassilinguiern ausnahmslos schon vor derselben. Nimmt die Choane bei letzteren beinahe die ganze untere Seite der eigentlichen Nasenhöhle ein, so kann sich die vordere Mündung des Thränennasenganges entweder noch weit in dieselbe hinein erstrecken, wie bei Draco, Grammatophora, Leiosaurus und Chamaeleo, oder noch vor Beginn derselben abgeschlossen sein, wie bei Liolaemus und Sceloporus; ist dagegen die Choane weit nach hinten verlegt, wie bei den Ascaloboten, so findet sich die Ausmündung des Thränennasenganges eine grosse Strecke vor derselben. Die Ontogenese von Lacerta lehrt, dass der Thränencanal ursprünglich weit nach vorn reichte und dass die Wanderung desselben nach hinten ein secundärer Vorgang ist. Bei denjenigen Sauriern, bei welchen der Thränencanal weit nach vorn reicht, bildet der Ausführungsgang des Jacobson'schen Organs keinen abgeschlossenen Canal, sondern letzteres öffnet sich in den vordersten Theil der Rinne, welche als von der Nasenhöhle abgeschlossener Rest der primitiven Gaumenspalte von der Choane an nach vorn verläuft, zu ihr tritt dann das vordere Ende des Thränencanals in eine eigenthümliche, im speciellen Theile nachzulesende Beziehung. Bei den Brevilinguiern und Fissilinguiern dagegen wird die primitive Gaumenspalte unter dem Jacobson'schen Organe bis auf einen ganz geringen Rest nahe dem Epithel der Mundhöhle verlegt, so dass nur der Theil, der zur Spalte im Boden des Jacobson'schen Organs führt, offen bleibt; er erscheint dann als ringsum abgeschlossener Canal. Im speciellen Texte habe ich wahrscheinlich zu machen gesucht, dass für die Verlegung bei Lacerta die starke Breitenentwicklung des Jacobson'schen Organs und der dem gegenüber nach innen drängende Gaumenfortsatz des Oberkiefers (Lyraform des Mittelfeldes) bestimmende Factoren seien; damit steht die Thatsache im Einklang, dass dieser Fortsatz bei den Sauriern, bei denen die Rinne bis zum Jacobson'schen Organ

Digitized by Google

hin tiefer offen bleibt, weniger weit nach innen vorrückt (ovale Form des Mittelfeldes). Dieselben Ursachen sind auch, wie ich glaube, auf die Verschiebung des vordern Endes des Thränencanals nach hinten von Einfluss gewesen. Chamäleon nimmt bei dieser ganzen Frage eine Sonderstellung dadurch ein, dass sein Jacobson'sches Organ sich in einem höchst rudimentären Zustande befindet, der Beginn der Verkümmerung ist offenbar schon in einem sehr frühen ontogenetischen Stadium zu suchen. Ueber die Bedeutung der Rinne (*mR*), welche bei Lacerta und den Scincen eine Fortsetzung der primitiven Gaumenspalte medial neben dem Ausführungsgange des Jacobson'schen Organs zu sein scheint, der Ontogenese nach aber eine spätere Bildung ist, — bei den Ascaloboten von der zum Jacobson'schen Organ aufführenden Spalte vorn durch ein Läppchen getrennt ist und eine frühere Beziehung zum Thränencanal ahnen lässt (Fig. 10), — bei den Eunota endlich das vorderste Ende der Ausmündung des Thränencanals selbst darstellt, bin ich nicht recht in's Klare gekommen. Es lässt sich auch aus der Ontogenese von Lacerta hier nicht erkennen, was der frühere, was der spätere Zustand ist. Der Vergleich der Muschelbildungen und des Jacobson'schen Organs der verschiedenen Saurier lässt sich besser mit der vergleichenden Betrachtung mit niederen Zuständen, wie sie uns von den Amphibien repräsentirt werden, vergesellschaften. Einer solchen steht eine grosse Schwierigkeit entgegen. Bei den Amphibien entwickelt sich die Choane nach den übereinstimmenden Beobachtungen der neuesten Untersucher, Götte (Entwicklungsgeschichte der Unke pag. 330 und 646) und Parker (Development of the skull of the common frog pag. 145), dadurch, dass die vorher blind endigende Nasenhöhle das Dach der Mundhöhle durchbricht; bei den Amnioten wird die zu der eingesenkten Riechgrube von der vorderen Seite des Kopfes auf das Dach der Mundhöhle führende Spalte durch Ueberwachsen der Ränder in der Mitte zu einer Röhre geschlossen und so die Apertura externa von der Choane geschieden. Götte hat diesen Gegensatz empfunden und auch ausgesprochen, l. c. pag. 646. Eine Furche, die von der Riechgrube zur Mundhöhle führt, kommt nach Götte den Amphibien als vorübergehende Erscheinung zu. Sehr möglich, dass bei den Amnioten an dieses Stadium angeknüpft und von hier aus weitergebildet wird, dass aber die Bildung der Choane, wie wir sie von den Amphibien her kennen, hier gar nicht mehr zur Erscheinung kommt. Frühzeitige Abänderungen der Ontogenese, scheint mir, müssen unumgäng-

Digitized by Google

lich für die Erklärung der Verschiedenheiten im Baue der Wirbelthiere angenommen werden; Variation und Fixirung der Variation können zeitlich weit auseinanderliegen und in ihren Ursachen sehr verschieden sein. Natürlich liegt in einer solchen Annahme eine bedeutende Restriction in Bezug auf die Gültigkeit des HAECKEL'schen biogenetischen Grundgesetzes, wie ich dies schon in einer Anmerkung in meiner Arbeit über den Thränennasengang der Amphibien entwickelt habe (Morphol. Jahrbuch II pag. 634). Gerade in dieser Beziehung jedoch stimmt die Annahme mit den Thatsachen augenscheinlich überein. Den angedeuteten Gedankengang habe ich inzwischen gemeinsam mit meinem Collegen STRASSER weiter ausgebildet und hoffe ich an anderer Stelle darauf ausführlich zurückkommen zu können. Es war für mich eine Befriedigung in dem in dieser Frage grundlegenden Werkchen von FRITZ MÜLLER »Für DARWIN« die besprochene Möglichkeit schon angegeben zu finden (p. 75 und 76); in der späteren Discussion scheint dieselbe sehr in den Hintergrund getreten zu sein. Man könnte aber finden, dass gerade der oben angeführte Befund bei den Eidechsen und den übrigen Amnioten unserer Annahme widerspräche; denn trotz der verschiedenen Entstehungsweise der Choane bei Amphibien und Amnioten lässt sich die Homologie der zwischen Apertura externa und Choane befindlichen Skelettheile in beiden Abtheilungen nicht von der Hand weisen. Ich glaube, man darf dies so erklären, dass das ontogenetische Material, welches bei den Amphibien nach GÖTTE vordrängend die provisorische Nasenrinne verstreichen macht und an dessen hinteren Rande die Choane durchbricht, doch dasselbe ist, wie dasjenige, welches bei den Amnioten sich in die die Rinne umgebenden Falten einschiebt und dieselbe in der Mitte zum röhrenförmigen Schluss bringt; aus homologen Substraten können aber, wenn auch die Wachsthumsverschiebungen in etwas veränderter Weise vor sich gehen, homologe Theile entstehen. Gehen wir nun zur Vergleichung mit den Amphibien über, so ist über die Höhle der Nase selbst Folgendes zu sagen: die Vorhöhle ist eine weitere Entwicklung des schon bei den Amphibien mehr oder weniger ausgebildeten Zuganges zur eigentlichen, mit hohem Riechepithel ausgekleideten Nasenhöhle; die grössere Länge derselben bei den Sauriern entspricht, wie auch die Entwicklung lehrt, der tiefen Versenkung der Riechgrube, welche mit dem Vorwachsen des Gesichtstheiles des Kopfes Hand in Hand geht. Als eine Ausstülpung der eigentlichen Nasenhöhle ist, wie

Digitized by Google

schon RATHKE für die Natter und DURSY für die Säugethiere gezeigt haben, das Jacobson'sche Organ zu betrachten. In meiner Arbeit über den Thränencanal und die Nasenhöhlen der Amphibien hatte ich mich auf pag. 604 Anmerkung gegen die von GÖTTE versuchte Homologisirung des unteren Blindsacks am vorderen Ende der Nasenhöhle der Anuren mit dem Jacobson'schen Organe der beiden Amniotenfamilien ausgesprochen. Inzwischen sind KÖLLIKER (Ueber das Jacobson'sche Organ des Menschen, Festschrift, Leipzig 1877, pag. 9 Anm. 7) und FLEISCHER (l. c. pag. 9 u. 10) für die Deutung GÖTTE's eingetreten. Ich gebe gern zu, dass dieselbe mit Rücksicht auf die Ontogenese des Jacobson'schen Organs der Saurier und Säuger mir jetzt weniger schwierig erscheint, als damals. Freilich ist ein stricter Beweis für die Homologie, wie FLEISCHER schon richtig bemerkt hat, schwer zu führen. Derselbe Autor verspricht eine eingehendere Begründung der von ihm, KÖLLIKER und GÖTTE vertretenen Ansicht. Ich möchte meine jetzige Anschauung etwa so formuliren: Es kommt bei den Anuren am vorderen Ende der Nasenhöhle eine blindsackartige Ausstülpung nach innen und vorn vor, die bei den Urodelen noch nicht als solche abgesondert, sondern noch in der einfacheren Nasenhöhle enthalten ist. Diese Ausstülpung erhält ein mit der Seitenwand der Nasenhöhle oben zusammenhängendes knorpliges Skelet. Eine ähnliche oder gar dieselbe blindsackartige Ausstülpung liefert das Material, aus dem sich das Jacobson'sche Organ der Saurier mit seinen charakteristischen Eigenschaften hervorbildet. Das hauptsächlich charakteristische Merkmal des letzteren ist, dass dasselbe nur beim Embryo mit der Nasenhöhle communicirt, bei dem erwachsenen Thiere aber ganz von letzterer abgeschlossen und nur gegen die Mundhöhle hin geöffnet erscheint. Dieser Abschluss des Jacobson'schen Organs von der Nasenhöhle steht in Zusammenhang mit der Verlängerung des Bodens derselben, wie wir in der Ontogenese von Lacerta kennen gelernt haben, die dann zu der Abtrennung noch einer anderen Höhle von der Nase zu Gunsten des Rachens führt, zur Abtrennung der Kieferhöhle. Als solche fasse ich die Rinne (*R*) auf, welche bei der erwachsenen Eidechse von der nunmehr zur Mundhöhle gewandten Mündung des Jacobson'schen Organs bis an die Choane verläuft. Dieselbe ist, wie Fig. 6, 7, 8 und auch 9, 15, 16, 17, 18 lehren, vom Gaumen- und aufsteigenden Aste des Maxillare umschlossen, oft mit Zuhülfenahme von Theilen (*Km* Fig. 9, unterer umgebogener Rand der Seitenwand Fig. 6), die vom knorpligen

Digitized by Google

Ethmoidalskelet stammen. Beim Embryo führt die Furche zu einer Rinne an der Seitenwand der Nasenhöhle, die in Bezug auf Entstehung, Lage (unterhalb der Muschel, vergl. dazu meine Amphibienarbeit Taf. XXXIX Fig. 6 *K*) und, wie eben ausgeführt, auch in Bezug auf die später zur Ausbildung kommenden Skelettheile ganz mit der Kieferhöhle der Amphibien übereinstimmt. Der Unterschied ist nur folgender: Bei letzteren liegt die Kieferhöhle mit ihrem vorderen Theile vor der Choane innerhalb der Nasenhöhle; bei den Saurierembryonen liegt sie in ihrer ganzen Länge über der primitiven Gaumenspalte; dabei spielt aber offenbar die, wie oben besprochen, wesentlich verschiedene Bildungsweise der Choane bei den Amphibien und Sauriern eine massgebende Rolle. Mit der eigenthümlichen Ausbildung des harten Gaumens bei einem Theil der Saurier wird dann die embryonale Kieferhöhle theils verlegt, theils von der Nasenhöhle abgeschlossen und zur Mundhöhle geschlagen, nur ihr hinterstes Ende bleibt in gleicher Weise mit beiden Höhlen innerhalb der Choane in Communication (daher *iC* und *aC* Fig. 9).

Bei einem andern Theile der Saurier (Eunota), bei denen die Choane beinahe in der ganzen Länge der eigentlichen Nasenhöhle offen bleibt, ist das vor derselben befindliche, zur Mundhöhle bezogene Stück der Rinne auch ein kürzeres. Wie ich schon in der vorläufigen Mittheilung auseinandergesetzt habe, schlägt der Entwicklungsgang bei den Säugern von einer Stufe aus, auf welcher die primitive Gaumenspalte, wie bei den Saurierembryonen, in grosser Länge offen steht, einen ganz anderen Weg ein, indem gerade umgekehrt ein Theil der primitiven Mundhöhle durch die unter dem Vomer zum Schluss kommenden Gaumenplatten des Oberkiefers abgetrennt und zur Nasenhöhle bezogen wird (Dursy); damit stimmt überein, dass sich bei diesen die Kieferhöhlen nur in die Nasenhöhlen öffnen. Genauere Vergleiche der Saurier mit den höheren Amniotenfamilien können erst später, wenn diese selbst ausführlicher behandelt sind, folgen. Auch auf die von Kölliker neuerdings wieder angeregte Frage nach der Function der Jacobson'schen Organe komme ich dann zurück. In meiner Amphibienarbeit habe ich (pag. 641 und folgende) zu zeigen versucht, wie sich aus der Stellung der Nasenhöhlen bei den Selachiern die Stellung derselben bei den geschwänzten Amphibien herleiten lässt. Die bei ersteren seitlich neben dem vorderen Ende des Schädels gelegenen Nasenkapseln rücken

Digitized by Google

gegen einander vor demselben zusammen; dadurch entsteht der »Internasalraum« der geschwänzten Amphibien; die nur häutig verschlossene Frontallücke am vorderen Ende des Schädels der Selachier fand sich auch noch bei den von mir untersuchten Amphibien theils im erwachsenen Zustande (Triton), theils nur embryonal (Salamandra) vor; sie führt hier aus der Schädelhöhle in den Internasalraum. Solche Zustände finden sich auch noch an Larven von Pelobates erhalten, während bei Rana der Entwicklungsgang schon abgekürzt war. WIEDERSHEIM hat gegen diese Theorie (Das Kopfskelet der Urodelen pag. 148) und theilweise auch gegen die von mir vorgebrachten Thatsachen Widerspruch erhoben, doch ist es mir inzwischen gelungen den geehrten Collegen von der Richtigkeit meiner thatsächlichen Behauptungen und wenigstens von der Möglichkeit meiner Theorie auf privatem Wege zu überzeugen, darauf ausführlicher einzugehen unterlasse ich jetzt um so lieber, da gerade die WIEDERSHEIM'sche Arbeit ein so ausgezeichnetes Material für diese Frage geliefert hat, dass ich dieselbe noch einmal in einer besondern Abhandlung zu erörtern gedenke. Bei den Sauriern fanden sich, wie sich erwarten liess, da schon bei den Amphibien die Bildung eines eigentlichen Nasenseptums eingeleitet war, nur Andeutungen jener Zustände vor. Als solche fasse ich einmal die bekannte Breite des Zwischenraums zwischen den Nasenhöhlen in frühen Embryonalstadien auf (vgl. Fig. 25), zweitens die oben genauer beschriebene entwicklungsgeschichtliche Thatsache, dass bei Lacerta die erste Anlage des Knorpelskelets in Form zweier auf dem Querschnitte dreieckiger Balken, RATHKE'scher Schädelbalken, die nebeneinander dicht über dem Mundh hlendache zwischen den hinteren Abschnitten der Nasenhöhlen verlaufen, auftritt. Freilich kommen dieselben nicht einmal bis zur Spitze der Nasenhöhle hin zur Ausbildung, sondern, ehe sie dieselbe erreichen, tritt Verschmelzung zu einem dreieckigen Balken ein, on dem aus die übrigen Knorpeltheile, die die Nasenhöhlen umgeben, auswachsen. Das eigenthümliche bei diesem Vorgange ist, dass nur ein Theil des Knorpelskelets seitwärts aus dem von den RATHKE'schen Schädelbalken gebildeten Septum auswächst, ein anderer aber in gerade umgekehrter Richtung, als wie die RATHKE'schen Schädelbalken, nämlich in der Richtung von vorn nach hinten, von der schon gebildeten Seitenwand und dem Boden der vordern Hälfte her sich entwickelt; es sind dies der Knorpel der freien Muschel, die am Boden verlaufenden Streifen und die Hinterwand der Nasenhöhle. Als neu erworbene und später — bei den Säugethieren —

Digitized by Google

viel weiter gediehene Erscheinung betrachte ich die Thatsache, dass bei den Sauriern die Nasenhöhlen das vordere Ende des Gehirns nicht mehr, wie bei den Amphibien, gerade hinter oder zwischen sich haben, sondern mehr oder weniger unter dasselbe hinweggeschoben sind; dies hängt gewiss mit der steigenden Entwicklung gerade der vorderen Theile des Centralnervensystems zusammen. Vielleicht wirkt auch darauf die frühzeitige, colossale Ausbildung der Augen bei den Sauriern und Vögeln hin, die zu dem charakteristischen Interorbitalseptum führt. Endlich bliebe noch übrig zur Muschelfrage Stellung zu nehmen. GEGENBAUR hat in seinem Aufsatze »Ueber die Nasenmuscheln der Vögel« (Jenaische Zeitschrift VII p. 15) den Begriff der Muschel dahin präcisirt, dass er diese Bezeichnung nur »auf eine von der Wand her entspringende, selbständige, von einer einfachen Fortsetzung des Skeletes der Wand gestützte Einragung« in Anwendung gebracht wissen will. Er fügt hinzu: Will man aber die Bezeichnung »Muschel« auf eine Vorsprungsbildung der Nasenhöhle im Allgemeinen übertragen, gleichviel wie die Wand der Nasenhöhle sich dazu verhält, so können auch noch andere Theile darauf Anspruch machen und der Begriff büsst an seiner Bestimmtheit ein und geht verloren. SOLGER hat in seiner schon citirten Arbeit an der GEGENBAUR-schen Definition festgehalten und kommt in Folge dessen zu dem Resultate (p. 482), dass eine echte Nasenmuschel Lacerta, Ameiva und Pseudopus zukomme, beim Leguan und bei Chamäleo aber vermisst werde. Inzwischen hat sich aber auch SOLGER's Anschauung über diesen Punkt, wie mir der befreundete College brieflich mittheilt, geändert. Ich glaube im Obigen das Material geliefert zu haben, aus dem die Unzulässigkeit der GEGENBAUR'schen Definition hervorgeht.

1) Enthält bei vielen Sauriern ein und dieselbe Einragung der Seitenwand der Nasenhöhle in ihrer Länge verschiedene Knorpelbildungen, die allmälig in einander übergehen; vorn, wo die Einragung flacher ist, erscheint die knorplige Seitenwand nur eingebuchtet; hinten, wo sie freier einspringt, zeigt sich der Knorpel entweder nur in Form einer mittelst einer einfachen Platte angehefteten Röhre (Fig. 8 so bei Lacerta, Gongylus, Scincus und im mittleren Theile der Muschel bei den meisten lygosomenartigen Scincen und den Ascaloboten), deren Lichtung die directe Fortsetzung jener Einbuchtung ist, oder an die Röhre schliesst sich nach hinten noch ein

Digitized by Google

einfaches, breites plattenförmiges Stück an (einzelne lygosomenartige Scincen und Ascaloboten (Fig. 9).

2) Ist das Längenverhältniss dieser verschiedenen Theile bei den verschiedenen Sauriern keineswegs dasselbe, sondern der eine tritt für den anderen ein; so ist z. B. bei Scincus das Stück der Muschel, dem eine winklige Einbuchtung der Knorpelwand zu Grunde liegt, sehr lang, bildet bei weitem den grössten Abschnitt der gesammten Länge der Einragung; bei den Ascaloboten ist es dagegen sehr kurz und dafür ist das plattenförmige Stück sehr in die Länge ausgedehnt.

Es ist wohl unmöglich den vorderen Abschnitt ein und derselben Einragung, der ausserdem bei verschiedenen Arten sehr verschieden lang ist, nur wegen eines unbedeutend abweichenden, übrigens auch vermittelten Verhaltens des Knorpels von dem hinteren Abschnitte als grundverschieden hinzustellen, letzteren für eine Muschel zu erklären und ersteren nicht.

3) Weist die Untersuchung der Entwicklungsgeschichte von Lacerta direct darauf hin, dass die Muschel als Vorsprung von charakteristischer Form ontogenetisch (und damit wohl auch phylogenetisch) älter ist, als der in derselben enthaltene Knorpel und dass die Gestalt des letzteren von der Form der ersteren abhängt, welche selbst wieder von den Proportionen der Nasenhöhle bestimmt wird, dass demgemäss die Gestalt des Muschelknorpels, ob Einbuchtung, ob Röhre, ob Platte als etwas secundäres zu betrachten ist.

Ist aber die lange Einbiegung der Seitenwand der Nasenhöhle bei Scincus, die sich hinten röhrig schliesst, als Muschel zu betrachten, so gilt dasselbe für die Einbuchtungen der Seitenwand, die hinten nur kuppelförmig abgeschlossen sind, wie wir sie bei Marethia und den Crassilinguiern kennen gelernt haben, mag dieselbe, wie auf Fig. 18 (Liolaemus), einen Kamm besitzen oder nicht. Offenbar erleidet die Muscheleinbuchtung bei der zuletzt genannten Abtheilung durch die Verschiebung der Vorhöhle neben oder über der eigentlichen Nasenhöhle hin eine Hemmung in ihrer Entwicklung, die bei Sceloporus, wo dieser Vorgang am weitesten gediehen ist, am schärfsten ausgeprägt ist; bei diesem Saurier erscheint als Andeutung einer Muschel nur eine sehr seichte Einbiegung der oberen Wand der eigentlichen Nasenhöhle, bei den übrigen ist die Muschel, als gesonderte Einragung, nur in dem Abschnitte der letzteren hinter der Einmündung der Vorhöhle zu sehen, und bildet entweder einen fla-

Digitized by Google

chen Wulst, dem eine rechtwinklige Einbiegung der Knorpelwand mit Kamm zu Grunde liegt (Liolaemus, Camaeleo), oder einen schärferen Wulst, in dem ein spitzwinklig gebogenes Knorpelblatt enthalten ist (Leiosaurus, Leguan [SOLG.]), oder eine am Ansatz nur wenig rinnenförmig ausgehöhlte Platte (Draco [Fig. 18], Grammathophora). Es fragt sich nun, ob damit der Begriff der Muschel, wie GEGENBAUR meint, sich verflüchtigt, oder ob es in anderer Weise gelingt demselben festen Boden zu verschaffen. Ich glaube, dass dies dadurch möglich ist, dass man den Begriff Muschel schlechtweg nur functionell, nur physiologisch fasst, als eine Einragung der Nasenwand zum Zwecke grösserer Ausbreitung der Riechschleimhaut und dann historisch verfolgt, welches ist die erste derartige Einragung, welche sich nachweisen lässt? Diese wird dann als »primäre Muschel« zu bezeichnen sein; sie muss bestimmte anatomische Eigenschaften in Bezug auf Lage und Verbindung besitzen, die sie als solche kenntlich machen. Treten später neue Einragungen auf, die demselben Zwecke dienen, also das physiologische Prädicat Muschel ebenfalls verdienen, so würden sie als secundäre, tertiäre Muscheln zu benennen und damit morphologisch charakterisirt sein. Die einzige Muschel, die den Sauriern zukommt entspricht, wie GEGENBAUR nachgewiesen hat, der mittleren Muschel der Vögel und der unteren der Säugethiere; sie ist also, wie schon derselbe Autor zum Schluss ausspricht, die älteste, die »primäre Muschel«. Sehen wir uns, um nach Anknüpfungspunkten von den Sauriern nach abwärts zu suchen, ihre anatomischen Eigenthümlichkeiten an. Sie stellt sich als ein ontogenetisch sehr früh angelegter Vorsprung der Seitenwand der eigentlichen Nasenhöhle, der nur in complicirten speciellen Fällen bis an die obere Seite rückt (Leiosaurus, Grammatophora), dar; die Form dieses Vorsprungs bestimmt die Gestalt seiner knorpligen Stützen. Seine obere Seite ist mit hohem Riechepithel überzogen; je höher die Anforderung an seine Function (Ausbreitung der Riechschleimhaut) steigt, um so complicirter wird seine Form, sie wechselt von einem einfachen niedrigen Wulste, der eine einfache Einbiegung der Knorpelwand der Nasenhöhle enthält, bis zu einer complicirt aufgerolltenLamelle, in die ein solides, dünnes, entsprechend geformtes Knorpelblatt eintritt; soweit der Vorsprung hohl ist, zieht sich in denselben die seitliche Nasendrüse hinein; seine ursprüngliche, bei den Embryonen der Saurier zu erkennende Lage ist dicht über der Kieferhöhle; die vordere Einmündung des Thränen-

Digitized by Google

canals befindet sich immer unter ihm. Wenn wir Andeutungen davon bei den Amphibien finden wollen, müssen wir die Eigenschaften heraussuchen, die die am niedrigsten entwickelte Muschel bei den Sauriern zeigt; dort ist sie ein ganz flacher Wulst an der Seitenwand, in den eine entsprechend flache Einbiegung der Knorpelwand, die die seitliche Nasendrüse enthält, eintritt, an der oberen Seite mit Riechepithel bekleidet und über der Kieferhöhle und über der vorderen Einmündung des Thränencanals gelegen. Ein flacher Wulst mit den angegebenen Eigenschaften findet sich aber schon bei beiden Amphibienfamilien angedeutet. Es entspricht demselben die von aussen eingebogene Knorpelplatte (*p*) in Fig. 6 und Fig. 3 meiner Amphibienarbeit; das Riechepithel reicht von oben her bis auf die Hälfte des Vorsprungs, derselbe ist gerade über der Kieferhöhle gelegen; alle übrigen Merkmale sind noch viel indifferenter, als bei den Sauriern. Die seitliche Nasendrüse, welche noch keinen besondern Ausführungsgang besitzt, sondern mit vielen Mündungen sich auf der Schleimhaut öffnet, schlägt sich nur bei einigen (Rana) mit einem Theile ihrer Knäuel um den Vorderrand der eingebogenen Platte an deren Aussenseite herum, im Uebrigen verbreitet sie sich nur an der Innenseite, oder ist, wie bei vielen Urodelen, nur auf den Vorderrand beschränkt. Ob etwas von den von WIEDERSHEIM bei einer Anzahl ausländischer Urodelen beschriebenen reichen Drüsenbildungen auf der Aussenfläche der Nasenkapseln hierher gehört, wage ich nicht zu entscheiden[1]). Derselbe Autor hat nachgewiesen, dass es bei manchen Urodelen schon zur Bildung einer soliden knorpligen Muschelplatte kommt, so bei Plethodon glutinosus (Kopfskelet der Urodelen Taf. VI Fig. 81 und im Text pag. 145). Der Thränencanal mündet bei den Tritonen gerade am Anfang der Kieferhöhle unter dem Beginn jenes Wulstes ein. Von diesen unbedeutenden Anfängen bei den Amphibien hat sich also mit den gesteigerten Anforderungen, die das ausschliessliche Luftleben an das Riechorgan stellt, die primäre Muschel der Eidechsen entwickelt, die in höchster Ausbildung wohl bei den Ascaloboten und den Lygosomen gefunden wurde; von dieser Stufe bis zu den complicirten Gebilden, zu denen das Organ bei Vögeln (mittlere Muschel) und Säugethieren (untere Muschel) umgestaltet ist, ist ein weiter, aber nirgends unterbrochener Weg.

---

[1]) Die Kopfdrüsen der geschwänzten Amphibien und die Glandula intermaxillaris der Anuren. Zeitschrift für wissenschaftliche Zoologie XXVII.

Digitized by Google

Die erste Anlage des Thränennasenganges der Saurier ist, wie bei den Amphibien, eine Epithelleiste; doch, wie oben ausführlich dargestellt, nur ein kleiner Theil desselben, der der Theilungsstelle zunächst liegende Abschnitt des hinteren Thränenröhrchens, geht direct durch Abschnürung aus der Epithelleiste hervor. Alles übrige wird durch Sprossung aus derselben zu Stande gebracht. Diese Reduction der ursprünglichen Anlage auf der äusseren Haut hängt wohl mit den oben erwähnten Veränderungen in der Bildung der Nase und der frühzeitig massigen Entwicklung der Augen zusammen. Auch für die Urodelen musste ich annehmen, dass sich das vordere Ende der Epithelleiste vermittelst Durchsprossung mit dem vorderen Ende der Kieferhöhle dicht unter dem vorderen Ende des Muschelwulstes in Verbindung setze. Mit derselben Stelle verschmilzt auch das vordere durchgewachsene Ende der Epithelleiste bei den Sauriern, nur wird selbst bei denen, die keine secundäre Verschiebung desselben nach hinten zeigen, dieser Theil der Kieferhöhle von der Nasenhöhle abgetrennt. Die dabei vorkommenden Variationen habe ich oben schon so ausführlich abgehandelt, dass ich mir eine Repetition ersparen kann. Wenn man Fig. 1 dieser Arbeit mit Fig. 6 meiner ersten Arbeit über das Thema der Nasenhöhlen vergleicht, wird man auch leicht eine Reihe Aehnlichkeiten in dem Aufbau des Knorpelskelets herausfinden, z. B. die Homologie zwischen dem von SOLGER entdeckten Fortsatze (*Kf*) und dem Antorbitalfortsatze der Amphibien (WIEDERSHEIM, Kopfskelet der Urodelen pag. 144), ich will mich aber darauf beschränken auf diese Möglichkeit hinzudeuten. Die am Gaumen ausmündenden Drüsen der Saurier finden Homologa theils in der Intermaxillardrüse, theils in den von mir als Rachendrüsen bezeichneten Gebilden der Amphibien. Die Homologien der Knochen sind so oft erörtert worden, dass ich darauf verzichten kann. Ueber das Lacrymale hat uns WEBER eingehendere Untersuchungen versprochen. Da mir eigene Untersuchungen über die andern Reptilienfamilien mangeln, habe ich alle Seitenblicke auf diese unterlassen.

Breslau, Mai 1878.

Digitized by Google

Erklärung der Abbildungen.

Für alle Figuren gültige Bezeichnungen.

N eigentliche Nasenhöhle.
oN oberhalb der Muschel gelegene Nische derselben.
vN Ausstülpung von *oN* nach vorn.
uN unterhalb der Muschel gelegene Nische.
V Vorhöhle.
J Jacobson'sches Organ.
kJ Knorpelkapsel desselben.
wJ Wulst am Boden.
A Apertura narium externa.
C Choane.
iC innere Choane.
aC äussere Choane.
R Rinne am Dache der Mundhöhle von der Choane zur Ausmündungsstelle des Jacobson'schen Organs.
lR vorderer lateraler Ast derselben.
mR vorderer medialer Ast derselben.
Th Thränencanal.
Th^1 und *Th*^{2} vorderes und hinteres Thränenröhrchen.
KTh Knorpelschale für das vordere Ende des Thränencanals.
Kf Knorpelfortsatz, um den sich der *Th* beim Austritt aus der Nasenhöhle herumschlägt.
M Muschel.
Mw Muschelwulst.
Mp Muschelplatte.
Mr verdickter Rand derselben.
ND seitliche Nasendrüse.
BD Bowmann'sche Drüsen.
GD Gaumendrüsen.
Au Auge.
E Epithelleiste, Anlage des Thränencanals.
Z Zahn oder Zahnleiste.
L Lid, Lidwulst.
O Oberkieferfortsatz.
aN äusserer Nasenfortsatz.
iN innerer Nasenfortsatz.
Km ein den Innenrand des Maxillare säumender Knorpelfortsatz.

Digitized by Google

Kv ein den Vomer und das Palatinum doublirender Knorpelfortsatz.
i Os intermaxillare.
m Os maxillare superius.
n Os nasale.
pr Os praefrontale (WEBER).
l Os lacrymale (WEBER).
p Os palatinum.
c Os conchae.
v Os vomeris.
f Os frontale.

Tafel VI.

Fig. 1. Stellt, nach einem Modell, das Knorpelskelet der Ethmoidalregion eines Embryo von Lacerta vivipara, der kurz vor der Geburt, d. i. dem Verlassen des Eies eingelegt war, von der Seite und etwas von vorn gesehen dar. Die Vergrösserung beim Modelliren war eine 60fache, davon ist die Abbildung $^3/_4$. Die Erklärung der griechischen Buchstaben siehe im Text.

Fig. 2. Modell des Knorpelskelets eines Stückes der Nasenhöhle von Platydactylus muralis, das durch zwei frontale Ebenen ausgeschnitten ist, von denen die vordere dicht hinter der vorderen Wand des Jacobsonschen Organs, die hintere den hinteren Rand dieses Raumes selbst durchschneidet. Man blickt von hinten und etwas von innen in die Hohlräume hinein. Die Vergrösserung im Verhältniss zu den Dimensionen des Kopfes ist ungefähr eine 15fache; das Modell war 36mal linear vergrössert.

Fig. 3. Zweimal vergrösserte Ansicht der Gaumenfläche desselben Platydactylus. *x y z* siehe im Texte.

Fig. 4. Gaumenfläche von Lygosoma smaragdinum, etwas weniger, als dreimal vergrössert.

Fig. 5. Kopf von Monitor albogularis, sagittal dicht neben dem Septum durchschnitten; Einblick in die rechte Schnitthälfte; $^1/_2$ mal vergrössert.

Tafel VII.

Gelb sind alle epithelialen und drüsigen Theile; (die Epidermis ist der Bequemlichkeit wegen weggelassen); — Blau alle knorpligen Theile; — Schwarz, Knochen und Zähne; — Grau alle Bindesubstanzen gehalten; Gefässe und Nerven sind nicht eingezeichnet. Bei Fig. 6, 7, 8 ist die Vergrösserung 15fach, bei allen übrigen etwas geringer, als 20fach.

Fig. 6, 7, 8 sind drei in Zwischenräumen hinter einander folgende Schnitte durch die Hälfte des Kopfes einer Lacerta agilis, der erste liegt dicht hinter dem Jacobson'schen Organ, der letzte dicht vor der Choane.

Fig. 9. Frontalschnitt nahe dem Vorderrande der Choane durch den Kopf von Hemidactylus cualensis.

Fig. 10. Aus derselben Schnittserie, wie der vorige; Stück eines Schnittes, der dicht hinter Punkt *z* Fig. 3 hindurchgeht.

Digitized by Google

Fig. 11. Aus derselben Schnittserie, wie der vorige; Stück eines Schnittes, der ziemlich genau durch Punkt x Fig. 3 hindurchgeht.

Fig. 12, 13, 14, 15, 16. Aus einer Schnittserie durch einen Kopf von Draco volans.

Fig. 12. Durch die Mitte des Jacobson'schen Organs.

Fig. 13. Durch den hinteren Rand der Ausmündung desselben.

Fig. 14. Wenige Schnitte hinter Fig. 13.

Fig. 15. Durch den vordersten Theil der Choane.

Fig. 16. Hinter der Einmündung der Vorhöhle in die eigentliche Nasenhöhle.

Fig. 17. Schnitt durch die Einmündung der Vorhöhle in die eigentliche Nasenhöhle von Liolaemus pictus.

Fig. 18. Schnitt hinter der Einmündung der Vorhöhle in die eigentliche Nasenhöhle von demselben.

Fig. 19. Frontalschnitt durch das Jacobson'sche Organ von Chamaeleo vulgaris.

Fig. 20, 21, 22. Stammen von ein und demselben Embryo von Lacerta agilis und sollen die Ausbildung der Thränenröhrchen illustriren; Frontalschnitte; die Knochensplitterchen des Maxillare sup. sind weggelassen.

Fig. 20. Thränencanaleinwachsung (E) mit ihrem gegen die Nasenhöhle hin durchgewachsenen Theil (Th) und dem gegen die innere Lidfläche (L) durchgewachsenen vorderen Thränenröhrchen (Th^1): letzteres ist aus den vorhergehenden Schnitten eingezeichnet.

Fig. 21 und 22. Zwei etwas weiter rückwärts hintereinander liegende Schnitte zur Demonstration der Bildung des hinteren Thränenröhrchens (Th^2) aus dem hier schon abgeschnürten Grunde der Epithelleiste (E).

Tafel VIII.

Fig. 23. Frontalschnitt durch den Kopf eines Embryo von Lacerta agilis mit Thränencanaleinwachsung (E), 40mal vergrössert.

Fig. 24. Schnitt durch den Kopf eines etwas älteren Embryo; Thränencanaleinwachsung (E) mit der Nasenhöhle verbunden; der Schnitt ist etwas schief, er weicht mit dem oberen Rande vor die Frontale ab; etwas über 40fach vergrössert.

Fig. 25. Kopf eines circa 18—19 mm langen Embryo von Lacerta agilis von unten vorn und etwas von links gesehen; 9—10fach vergrössert.

Fig. 26. Kopf eines circa 22 mm langen Embryo von Lacerta agilis, von unten und von der linken Seite, beinahe 10fach vergrössert.

Fig. 27. Derselbe Kopf gerade von unten, stärker vergrössert.

Digitized by Google

Ueber Craterolophus Tethys.

Ein Beitrag zur Anatomie und Histiologie der Lucernarien.

Von

Dr. O. Kling,
in Frankfurt a. M.

Mit Tafel IX — XI.

Diese Arbeit über Craterolophus Tethys [1]) beschränkt sich auf die Anatomie und Histiologie. Das Material zu derselben erhielt ich aus Helgoland. Die Untersuchung geschah sowohl an lebenden wie an conservirten Exemplaren [2]).

Erst gegen Schluss der Untersuchung erhielt ich Kenntniss von einer Arbeit TASCHENBERG's [3]) über Anatomie, Histiologie und Systematik der Lucernarien; durch dieselbe wurde ich von dem genaueren Eingehen auf die Literatur enthoben. Die Stellung der Lucernarien im System habe ich vorläufig ganz unberücksichtigt gelassen, weil es mir scheint, dass zu einem Verständniss derselben vor Allem erst die genaue Kenntniss der Entwicklung nöthig ist. Ich verdanke meinem Freunde Prof. Dr. G. v. KOCH, Inspector am zoologischen

[1]) Ich behalte den CLARK'schen Namen hier bei, da mir die von TASCHENBERG gegen denselben vorgebrachten Gründe nicht stichhaltig erscheinen.

[2]) Zur Conservirung wurde Alkohol, Palladium und Chromsäure verwendet. Die Tinctionen waren die üblichen, unter andern Carmin, Pikrin, Hämatoxylin, Goldchlorid. Auch Osmium that, wie nicht anders zu erwarten, vortreffliche Dienste. Die Einbettung der zum Schneiden bestimmten Thiere geschah meist in Paraffin, doch wurde auch die jüngst von CALBERLA angegebene Einbettungsmasse mit Erfolg angewendet. Ausnahmsweise wurde auch in Hollundermark geschnitten.

[3]) Anatomie, Histiologie und Systematik der Cyliecozoa. Inaug.-Dissert. von E. OTTO TASCHENBERG. Halle 1877. 8. 101 Seiten. Taf. 1—4.

Digitized by Google

Museum in Darmstadt, den Hinweis auf diesen Gegenstand und spreche demselben hier meinen Dank für die Bereitwilligkeit aus mit der er mir in den Räumen des Museums zu arbeiten gestattete und mit seinem Rathe zur Seite stand.

Allgemeine Beschreibung.

Craterolophus Tethys beteht aus einem glockenförmigen Kelch und einem runden mit wulstigen Falten versehenen Stiel (Fig. 11), welcher mit breiterer Endplatte an Tang angeheftet getroffen wird (Fig. 11 *a*). Die Glockenwand setzt sich in acht kurze, gleichweit von einander entfernte radiale Fortsätze[1]) (Arme) fort, die Träger zahlreicher geknöpfter Tentakeln. Im Centrum der Glocke liegt die Magenhöhle; sie verlängert sich in ein vierzipfeliges vielfach gefaltetes Mundrohr (Fig. 11 *mur*), das den Rand der Glocke nicht überragt. Im Grunde des Magens münden vier den Stiel durchsetzende, in der Basis desselben blind endigende Hohlräume (Fig. 11 *blso*). Diesen etwas zur Seite gestellt finden sich die vier halbkreisförmigen Eingänge zu den Radiärcanälen (Fig. 11 *ro*) oder besser: »Radiärkammern«, da sie kammerartig erweitert sind, so dass sie nur durch eine dünne Lamelle (Fig. 4, 5, 10 und 11 bei *sp*) von einander getrennt werden. Diese Lamelle wird dicht unter dem Glockenrande von einer ohrförmigen Oeffnung (Fig. 10 und 11 bei *rc*) durchbrochen. Dadurch wird ein »Ringcanal« vorgestellt. Die Höhlung einer jeden Kammer ragt in je zwei »Arme« ein und sendet von hier aus Blindsäcke in die geknöpften Tentakeln (Fig. 11 *tt*). Die Magenhöhle ist nur in der Mitte der Medianwand einer Radiärkammer mit dieser verwachsen.

Diese »Verwachsungsstreifen« (Fig. 4, 5 *vs*) reichen vom Grunde des Magens bis an den Glockenrand, wo sie von zwei Armen flankirt werden. Auf diese Weise werden vier taschenförmige Ausbuchtungen »Magentaschen« gebildet, welche die Achse des Magens strahlenförmig umgeben (Fig. 5 und 11 *mt*) und sich blos als Abschnitte desselben darstellen.

Zwischen den Magentaschen bleiben von dem Lumen der Glocke blos vier Räume übrig, flachen dreiseitigen Pyramiden ähnlich, deren

---

[1]) Unter Umständen können auch 9 oder 10 Arme vorkommen; einmal traf ich ein Thier, bei dem statt Vier- Dreitheilung bestand, derselben entsprechend hatte es blos sechs Arme.

Digitized by Google

Spitzen dem Grunde der Glocke zugekehrt sind (Fig. 4, 5, 11 *py*). Ich werde dieselben pyramidenförmige Räume nennen [1]).

An der Uebergangsstelle des Stiels in den Magen befindet sich am Vereinigungspunkte der Wände jener vier Blindsäcke eine eigenthümliche papillenartige in den Magen einragende Erhebung (Fig. 2 und 11 *p*). Auf der breiteren peripherischen Fläche der vier pyramidenförmigen Räume sieht man vom Grunde aufsteigend, vier Paar starke Längsmuskelzüge (Fig. 3, 4, 5, 9, 11 *lmu*), welche zwischen sich die, die Radiärkammern trennende Lamelle, das »Septum« (Fig. 3, 4, 5, 10, 11 *sp*) durchschimmern lassen. (Diese gibt sich übrigens auch leicht auf der Aussenseite der Glocke [Fig. 11 *a*] durch eine helle eingedrückte Linie zu erkennen.) — Die Längsmuskeln versorgen die Medianseite der Arme, sie beginnen, bald zu starken aber flachen Bändern anschwellend, am Grunde der Glocke und reichen mit ihren letzten Fasern bis an die Knöpfe der Tentakeln (Fig. 6 *tsmu*).

Die Versorgung der Radialseite der Arme fällt acht Muskeln zu, die stark und wulstig den Rand der Glocke säumen (Fig. 9, 10, 11 *rmu*), daher ich sie »Randmuskeln« nennen will. Auf die Arme übergetreten verflachen und verdünnen sie sich (Fig. 9 *rmu*) und reichen wie die Längsmuskeln bis an die Knöpfe der Tentakeln. Der Durchschnitt am Glockenrande zeigt, dass die dem Innern der Glocke zugewandte Seite scharf zugeschnitten ist, während der gegenüberliegende abgerundete Theil eine wulstige Erhebung erzeugt.

Ausser diesen beiden Hauptzügen, deren Wirkungsweise wohl keiner besondern Erläuterung bedarf, findet sich noch ein sehr schwacher Fasermantel auf dem Mundrohre und den zunächst liegenden Theilen der Magenwandung, dessen Ausläufer mit vier Streifen bis in den Grund der pyramidenförmigen Räume reichen (Fig. 4, 23 *mep*). Diese Fasern contrahiren den Magen und das Mundrohr indem sie parallel zur Längsachse des Thieres verlaufen, die Oeffnung des Mundrohres dagegen wird von denjenigen Partien des Fasermantels bewirkt, welche sich auf die Magentaschen fortsetzen.

---

[1]) Die von TASCHENBERG gewählte Benennung: »Genitaltaschen« (l. c. pag. 4, 16 und pag. 23—24) kann ich deshalb nicht beibehalten, weil mit derselben leicht die Vorstellung entstehen kann, als seien diese Räume specifisch den Geschlechtsorganen zugehörig, wie es bei höheren Medusen der Fall ist. Ausserdem aber ist dieser Name von CLARK schon für die »Magentaschen« vergeben.

Digitized by Google

Die Muskulatur liegt demnach wie bei den Medusen durchaus auf der oralen Seite, an dem Theile, welcher dem Schwimmsacke entspricht.

Die Geschlechtsorgane stellen sich als acht stark pigmentirte, gefaltete Bänder dar, die, sich an beiden Enden verjüngend, vom Grunde der Glocke bis an den Rand derselben hinaufreichen. Diese »Geschlechtsbänder« sind paarig angeordnet, jedes Paar schliesst eine Magentasche zwischen sich ein. Am Rande der Glocke liegen sie den Magentaschen mehr auf, legen sich aber darauf allmälig an die Radialseite derselben, oder, was dasselbe, an die Radialseite der pyramidenförmigen Räume (vergl. Fig. 4, 11 *gb*).

Die den medianen Kanten der pyramidenförmigen Räume entsprechenden Streifen der Magenhaut (Fig. 11 in der Nähe von *gba*) tragen fadenförmige Anhänge (Fig. 11 *fi*), die von ziemlich regelmässigen Querfaltungen entspringen und gegen das Mundrohr, wo sie sich theils gabeln und gegen die Magentaschen hin sich allmälig verlieren (Fig. 5).

Zahlreiche Nesselbatterien sind als runde weisse Flecke auf dem Randmuskelwulst, namentlich aber auf der Oberfläche der Magentaschen, zwischen Glockenwand und Mundrohr zerstreut, sichtbar (Fig. 9, 10, 11 *nb*).

An der Aussenseite der acht Randmuskeln verläuft eine von Arm zu Arm bis an die Tentakeln hinaufreichende Furche »Randfurche« (Fig. 9, 11 *rf*), deren obere Seite die Randmuskeln begrenzt, deren untere aber durch das plötzliche Aufhören der Glockenwand entsteht (Fig. 9, 11 *rf*). Die Randfurche trennt die äussere starre Glockenwand scharf von den auf der concaven oralen Glockenseite liegenden weichen Theilen, welche dem Schwimmsacke der Medusen entsprechen. In derselben liegen die »Randpapillen«.

Die Färbung unseres Thieres ist eine sehr variable, meist olivengrün, das stufenweise in dunkelbraun oder ein milchiges Gelb übergeht. Seltener spielt die Farbe in's Violette. Die heller gefärbten Thiere sind mehr oder weniger durchscheinend. Bezüglich der Lebenserscheinungen der Lucernarien verweise ich auf die schönen Beobachtungen von Sars in dessen Fauna littoralis Norvegiae etc. 1. Heft.

Digitized by Google

Specielle Beschreibung der einzelnen Organe.

Auf das Detail übergehend schlage ich den üblichen Weg ein. Ich beginne demnach mit dem Ectoderm, nehme dann das Mesoderm und Entoderm vor und schliesse hieran die Besprechung der einzelnen von jenen gebildeten Organe.

Ectoderm.

Das Ectoderm wird durch den Glockenrand resp. die oben beschriebene Randfurche (Fig. 11 *rf*) in zwei histiologisch verschiedene Abschnitte scharf getrennt: einen die äussere Glockenwand überziehenden und einen die Innenwand nebst dem Magenrohr bekleidenden Theil.

Die erstere zeichnet sich durch ihr hohes, pigmentirtes mit Nesselzellen und Drüsen versehenes Cylinderepithel aus. Die Zellen haben vom Stiel bis zu den Armen hinauf ziemlich gleichmässigen Habitus. Ihre Höhe beträgt 18—20 μ, ihre Breite 9—13 μ. — Sie sind von einer mässig starken Cuticula bedeckt, welche von der Seite gewöhnlich structurlos erscheint. In Chlorpalladium gewahrt man jedoch eine deutliche, mit dem Zelldurchmesser parallel laufende Streifung und es trennt sich dabei eine dünne Membran von der darunter liegenden dickern Schicht. Die Membran ist glashell und homogen während die dickere Schicht blos die Streifung aufweist. Diese letztere zerfällt leicht in einzelne polyedrische Plättchen, welche genau auf die unterliegenden Zellen passen, die Plättchen sind aus dünnen Stäbchen zusammengesetzt; man sieht sie öfters in Bündeln die Membran durchbohrend über dieselbe hervorragen. Die Stäbchen sind krystallhell und besitzen einen eigenthümlichen Glanz, welcher dem Ectoderm das Aussehen gibt, als sei dasselbe mit zahllosen Nesselzellen versehen; je nach der Einstellung erscheint ein heller Kreis auf dunklem Grund oder umgekehrt (Fig. 29 *a*). Diese Täuschung verschwindet jedoch sofort, wenn man die Cuticula isolirt von oben betrachtet. Die einzelnen Facetten der Cuticula zeigen dann eine Menge grösserer oder kleinerer leuchtender Kreise, die man als die Querschnitte jener Stäbchen deuten kann.

Auch die Membran über der Stäbchenschicht scheint auf Fig. 29 *c* facettirt, doch sind diese schattenhaften Linien blos Abdrücke der Polyederplatten unter ihr. Auf der Membran liegt oft noch eine

Digitized by Google

dicke Schleimschicht (Fig. 15 bei *a*), in welche das ganze Thier eingehüllt ist und welche sich beim Absterben des Thieres stückweise ablöst.

Die Zellen enthalten in ihrer oberen Hälfte viel gelbbraunes bis grünes Pigment. Die Kerne der Zellen liegen in deren Mitte und in gleicher Höhe neben einander. Unterhalb derselben verschmälern sich die Zellen ein wenig. Die Nesselkapseln von ovaler bis birnförmiger Gestalt sind spärlich zerstreut und von sehr wechselnder Grösse, im Längsdurchmesser 8—15 μ (Fig. 27 *a*, *a*¹, Fig. 29). Die Achse dieser Kapseln läuft mit der Zelle theils parallel, theils kreuzt sie dieselbe (Fig. 29).

Die Drüsen lassen sich auf der Fläche leicht erkennen. Sie sind bedeutend grösser als die sie umgebenden Zellen. Ihr Lumen ist birn- oder tonnenförmig; 18 μ beträgt in der Regel ihre Breite. Den Umkreis des Glockenrandes ausgenommen sind dieselben sehr sporadisch vertreten, hier aber oder genauer genommen am äussern Rande der beschriebenen Randfurche (Fig. 10*a*) treten sie so massenhaft auf, dass sie die übrigen Elemente fast gänzlich verdrängen; auch hier ist ihre Höhe bedeutender.

Bei der äusseren Tentakelreihe besteht dieselbe Anordnung der Zellen wie auf den Armen, bis unmittelbar an den Rand des Knopfes, über dessen Bau und denjenigen des Tentakelstiels später das Nöthige gesagt werden soll.

Eigenthümlich ist das Ectoderm auf der Haftplatte modificirt.

Betrachtet man die Scheibe eines von der Unterlage gelösten Thieres, so zeigt sich keineswegs, wie man wohl denken sollte, eine der Unterlage angepasste Fläche, vielmehr findet man eine centrale, schon bei blos 1 mm grossen Thieren vorhandene Grube, von der aus radial gerichtete, vielfach mit einander anastomosirende, gegen die Peripherie zu sich verfeinernde Rinnen verlaufen. In diesen Rinnen ist die Breite der Zellen 4 μ, die Höhe 22 μ — 15 μ. Die übrigen Zellen der Fläche sind 2—3 mal so hoch, aber von gleicher Breite wie die der Rinnen und stellen so ein sehr schmächtiges Cylinderepithel dar, in welchem die Rinnen eingegraben sind, ohne dass aber das Mesoderm davon berührt würde. Auch ragt die centrale Grube kaum nennenswerth in das Mesoderm ein.

Am zweiten Abschnitte des Ectoderm zeichnen sich die Zellen durch den Mangel an Pigment, und durch eine ungeheure Menge Nesselkapseln von säbelförmiger Gestalt aus (Fig. 2, 7 *bb'*, Fig. 12 *cd*).

Digitized by Google

die jedoch an gewissen Stellen fehlen, nämlich an denjenigen, welche die Genitalien bedecken und an solchen, an welchen die Zellen stark lichtbrechende contractile Fortsätze tragen, welche unmittelbar unter den Zellen in die Zwischensubstanz eingebettet liegen. (Das Nähere über diese soll im Abschnitte über die Muskeln eine Stelle finden). — Beide Zellgattungen haben eine mittlere Höhe von 13 μ, sind also cylinderförmig. Nur auf den Genitalbändern, auf welchen sie anfangs im Grunde der Glocke mehrschichtig sind, sinken sie später bei der Reife der Geschlechtsproducte bis auf 8,7 μ herab, so dass sie fast plattenartig werden. Was nun die Nesselzellen anlangt, so liegen die Kerne derselben meist der Mitte der concaven Seite der Kapsel an. Hie und da begegnet man auch der länglichen, ovalen oder birnförmigen Sorte von Kapseln, wie sie am äussern Abschnitte schon erwähnt wurde.

Ausser diesen Nesselkapseln finden sich nun noch besondere Nesselbatterien (Fig. 10 *nb*), als weisse Flecken dem unbewaffneten Auge schon sich aufdrängend. Die Grösse dieser ovalen oder kugelförmigen Nesselbatterien ist sehr wechselnd, 0,25—0,32 mm im Durchmesser. Sie bilden in der Regel keine Vorragungen über die Fläche des Ectoderm, sondern sind tief in die Gallertmasse eingesenkt. Sie stehen unregelmässig zerstreut auf dem Glockenrande, den Randmuskel bis in die Tentakel hinauf begleitend; hauptsächlich aber zwischen den Geschlechtsbändern auf dem peripherischen Theile der Magentaschen (Fig. 11 *nb*). Die Nesselbatterien bestehen aus polygonalen Zellen, welche aus dem Ectoderm in die Gallerte eingewuchert sind. Sie hängen mit dem Ectoderm durch einen dicken Zellstrang zusammen (Fig. 10). Die äussere Zellschicht entwickelt niemals Kapseln, indem sie schlauchartig das ganze Nest umhüllt (Fig. 16 *a*); aber auch im Innern, wo sich zuerst Kapseln bilden, gibt es Zellen, welche keine Kapseln erzeugen; diese stellen dann im Verhältniss zu den kapseltragenden blos unscheinbare Plättchen dar (Fig. 27 *c'*, *c''*). Die reifen Kapseln (Fig. 27 *c*) liegen übrigens nach oben und innen, die jüngeren der Tiefe zu. — Ein Cnidocil besitzt nur der kleinere Theil der Zellen und dann meist blos in Form eines rundlichen Höckers. Sehr hübsch lässt sich an ein und derselben Batterie die Entwicklung der Kapseln beobachten (Fig. 16 *b*).

Werden die Thiere stark gereizt, so entladen sich häufig die Batterien mit solcher Heftigkeit, dass nicht nur die Kapseln, sondern auch die Zellen mit ausgeworfen werden. Sehr häufig bleiben die

Digitized by Google

Zellen, welche keine Nesselkapseln entwickeln, an den letzteren hängen, wie auf Fig. 27 *c''* dargestellt ist und es erscheinen dieselben dann mit 2—4 flügelförmigen Anhängen versehen.

Mesoderm.

Als Mesoderm bezeichne ich die zwischen Ectoderm und Entoderm liegende und von den Zellen dieser beiden Schichten ausgeschiedene Zwischensubstanz, welche von anderen Autoren bei den Hydroiden als »Basementmembran«, »Stützlamelle« etc. bezeichnet wird und auch den Schirm der Medusen in sich begreift.

Das Mesoderm besteht in seiner Hauptmasse aus einer hyalinen, homogenen, sehr wasserreichen Substanz, welche an dem, dem Schirmknorpel der Medusen entsprechenden Theile verdickt ist. Dort zeigt sie an beiden Flächen eine dichtere Zone[1]) und wird von elastischen senkrecht zur Oberfläche verlaufenden Fasern durchsetzt (Fig. 6, 14 und 15). In den übrigen Theilen stellt sie ein dünnes structurloses Häutchen dar. Die verdichtete Zone der Entodermseite ist mächtiger als diejenige der gegenüberliegenden Seite. Beide Zonen imbibiren sich stärker als die übrige hyaline Masse. — Die elastischen Fasern, welche bei Coelenteraten schon mehrfach beschrieben wurden, sind in Glocke und Stiel drehrund und von gleichmässiger Dicke, nämlich 1 μ. Der parallele transversale Verlauf der Fasern geht an Stellen wo die Masse sehr mächtig wird, z. B. am Grunde des Kelches (Fig. 2 *vs*) wo der Stiel in den Magen übergeht, oder an Stellen wo sich die Fasern kreuzen würden, wie in der Achse des Stieles, in ein Netzwerk über. — Die elastischen Fasern setzen sich entweder als kurze Fortsätze in die Entoderm- oder Ectodermzellen fort (Fig. 14 und 15 *en*, *ek*), oder sie verzweigen sich an den Begrenzungsflächen des Mesoderm und diese Zweige verbinden sich unter einander (Fig. 13). Im Leben erscheinen die Fasern niemals geschlängelt oder gedreht, vielmehr verlaufen sie ganz gerade. Durch Goldchlorid allein erhalten sich die Fasern in ihrer ursprünglichen Form und färben sich, nebenbei bemerkt, intensiv blau. Eigenthümlich ist das Verhalten gegen Carmin und Hämatoxylin. Schwache Lösungen des ersteren färben blos die un-

[1]) Dass die Säume eine von der mittleren Masse verschiedene Consistenz haben, lässt sich schon bei Eintrocknen der Thiere erkennen. Es tritt dann die Schrumpfung immer zuerst in der Mitte der Gallerte auf (Fig. 15).

Digitized by Google

mittelbar unter Ecto- und Entoderm liegenden Partien und es stellen sich so, im Querschnitt jenen Verdichtungszonen entsprechend, zwei rothe Säume dar, welche von den ungefärbt bleibenden elastischen Fasern durchbohrt erscheinen. In Hämatoxylin färben sich die Theile gerade umgekehrt. In schwacher Carminlösung gefärbte dünne Schnitte zeigen am Rande der Gallertmasse ein Endplättchen (Fig. 13, 14), aus dem man Fäserchen theils zwischen die Zellen aufsteigen, theils auf die Oberfläche der Gallertmasse verlaufen sieht, die mit denen der benachbarten Plättchen Anastomosen eingehen. Die Oberflächenansicht (Fig. 13) zeigt ein weisses Maschenwerk auf rothem Grunde, welche Erscheinung auf verschiedener chemischer Constitution beider Verdichtungsmassen beruhen muss. Hinsichtlich der Bildung der Gallertmasse schliesse ich mich KÖLLIKER an, der beide Zelllagen an derselben sich betheiligen lässt. Ausser dem Vorhandensein zweier Säume scheinen mir auch die sowohl zwischen die Ectoderm- als Entodermzellen eindringenden Fortsätze der elastischen Fasern zu sprechen. Die Fortsätze erscheinen sehr deutlich, wenn die zwischen ihnen liegenden Zellen abgefallen sind, sie haben durchaus keinen Zusammenhang mit den Zellen und die Verbindung des Ectoderm mit dem Entoderm ist nur eine scheinbare.

Im Mesoderm liegen die Muskeln eingebettet, weshalb ich die Betrachtung derselben hier anschliesse.

Die Muskeln, deren Vertheilung schon oben berührt wurde, lassen zwei Formen unterscheiden, je nachdem die Fasern oberflächlich oder tiefer in das Mesoderm eingebettet sind. Im ersten Falle bilden sie Fortsätze von Epithelzellen (Muskelepithelzellen[1]), Neuromuskeln), im letzteren Falle stellen sie einfache kernhaltige Fasern dar. — Zwischen diesen beiden Formen konnten die Verbindungsglieder zwar nicht direct nachgewiesen werden, für deren Vorhandensein sprechen jedoch verschiedene Gründe (vergl. die Beschreibung der Tentakeln pag. 153).

Die Zellen des wie oben schon erwähnt dem Magen etc. aussen aufliegenden Muskelepithels bestehen aus mehr oder weniger langen, homogenen, contractilen Streifen, denen in der Mitte der

[1] Als solches wurde dasselbe schon bei Lucernaria octoradiata (resp. Haliclystus octoradiatus (H. J. CLARK) von KOROTNEFF beschrieben, welcher auch den Namen Muskelepithel zuerst brauchte. Vergl. den Aufsatz: Histologie de l'Hydre et de la Lucernaire im 5. Bande des Arch. de Zool. Exp. et Gén. Paris 1876.

Digitized by Google

granulirte kernhaltige Theil der Zelle aufsitzt. Dieser Theil ist von den übrigen Ectodermzellen der oralen Glockenfläche nicht zu unterscheiden[1]), er ist cylindrisch, kann an der Basis etwas verjüngt sein, trägt den Kern in der Mitte und an der Oberfläche wenig oder kein Pigment (Fig. 20 *a*, *b*, *c*).

Die Muskelfasern setzen die acht Ringmuskeln und die acht Längsmuskeln zusammen. Die Art ihrer Anordnung verdeutlicht ein Querschnitt (Fig. 10). Man findet eine Anzahl Fasern zu einer Gruppe vereinigt, welche einem cylindrischen Rohre gleichend, einen Kern von Gallertmasse umschliessen, in welchem ein Netzwerk feinster Fäden sichtbar wird, welches den einzelnen Muskelfasern sich anhängt. Diese Muskelgruppen liegen sehr nahe bei einander, so dass die zwischen ihnen liegende hyaline Substanz nur wenig ausgedehnt erscheint[2]). Durch Maceration mit schwacher Salzsäure lassen sich die Fasern isoliren. — Sehr variabel ist die Länge der Fasern. An den grossen Längsmuskeln scheinen sie die ganze Strecke vom Grunde der Glocke bis zum Rande zu durchlaufen, also 5—10 mm lang zu werden. Sie erreichen hier auch einen beträchtlichen Durchmesser, nämlich 4 μ, während derselbe in den Tentakeln blos 2 μ beträgt. Der Kern der Fasern ist umgeben von einem granulösen, 13 μ langen Protoplasmahofe, welcher der Faser seitlich anliegt (Fig. 26 *a*) und bildet so ungefähr in der Mitte der Faser eine bucklige Erhebung. Der Kern färbt sich in Carmin intensiv roth, misst 6—8 μ und enthält ein 2 μ langes Körperchen. Bisweilen finden sich zwei Kerne dicht neben einander (Fig. 26 *c*). Der Rand, welchem der Kern anliegt, ist nicht immer glatt, sondern etwas gekerbt. Von demselben, in der Nähe des Kerns, sah ich öfter feine granulöse Fortsätze abgehen, diese waren stets, nachdem sie etwa eine Länge von 1—2 μ erreicht, abgerissen. — Ringfasern habe ich nicht aufzufinden vermocht.

---

[1]) Es wurde deshalb auch bei Abhandlung des Ectoderm auf dieses Capitel verwiesen, vergl. pag. 147.

[2]) Das eben Gesagte gilt aber nicht für die Partien unmittelbar unterhalb der Tentakelstiele, hier sind noch die Röhren weniger hyalin, sie erscheinen mit freien Kernen, granulosem Plasma und Fäden erfüllt. Auch gelang es mir Uebergänge des Muskelepithels in die Muskelfasern des Mesoderms zu beobachten. Es geschah dies an Thieren, die längere Zeit in Pallad.-Chlorid aufbewahrt waren.

Digitized by Google

Entoderm.

Das Entoderm besteht im Mundrohr und Magen an dessen Ausbuchtungen, sowie im Stiel und in den Radiärkammern aus flimmerndem Cylinderepithel. In dem obersten Theile der Radialkammer und deren Ausstülpung habe ich keine Wimpern beobachtet. Im ganzen Bereiche des Entoderms sind die einzelnen Zellen deutlich von einander abgegrenzt und ohne Weiteres als solche zu unterscheiden. Die Höhe der Zellen nimmt vom Mundrohr, wo sie 27 μ beträgt, bis an den Eingang der Tentakeln allmälig ab. Im Magen ist sie 13 μ, im Stiel 3 μ, in den Radialkammern 15 — 1 μ, in den Tentakeln steigt sie wieder ziemlich rasch bis zu 40 μ. Die Wimpern besitzen eine Länge von 20 μ.

Von Nesselkapseln ist nur die ovale Form in wechselnder Grösse zu finden, im Mundrohr und im Magen spärlich, in den Radialkammern nur ausnahmsweise, in den später zu erwähnenden Filamenten, namentlich an deren Spitzen, stehen sie dagegen dichter.

Zwischen den Flimmerzellen liegen in der Tiefe über das ganze Entoderm, inclusive der Tentakeln, verbreitet Drüsenzellen (Fig. 19). Am Rande des Mundrohres blos sehr vereinzelt, nehmen sie gegen den Magen hin zu, bis sie hier dicht zusammengedrängt stehend, die Flimmerzellen fast ganz verdrängen. In den Magentaschen stehen sie weniger dicht.

Im unteren Theil der Radialkammern fehlen sie fast ganz, im oberen, namentlich unter dem Ringmuskel, halten sie ungefähr mit dem Flimmerepithel das Gleichgewicht, erstrecken sich aber auch über die Arme hin, ja bis an die äussersten Enden der Tentakeln. Ihre Anordnung ist übrigens sehr von dem Contractionszustande des Thieres abhängig. Bei starker Contraction erscheinen die Drüsen dichter gedrängt. Sie sind sowohl bei lebenden, als bei conservirten und gefärbten Thieren ohne grosse Mühe zu erkennen und von denen des Ectoderms zu unterscheiden. Im ersteren Falle erscheinen sie von der Fläche gesehen kreisrund oder oval, mit grossen stark lichtbrechenden Kügelchen angefüllt; im optischen Längsschnitt aber stellen sie sich als birnförmige Körper dar, deren Bauch in die Tiefe des Epithels eingebettet ist. Osmium färbt sie dunkel, Pall.-Chlorid glänzend gelb. Bei mit Carmin gefärbten Alkoholpräparaten dagegen erscheinen sie als intensiv rothe, polygonale oder eiförmige, mit breiter Basis am Boden haftende Körper, deren enge Mündungen schwer nachweisbar sind. Feine Schnitte zeigen, dass die Kü-

Digitized by Google

gelchen der Wandung der Zelle anliegen, die Mitte derselben frei lassend (Fig. 22).

Neben diesen specifischen Drüsenzellen können auch die Flimmerzellen, wie es scheint, verdauendes Secret liefern. Man findet in diesen häufig dieselben körnigen Elemente, doch stets in geringerer Masse und dem oberen Theil der Zelle eingelagert. Diese selbst sind nun oblong oder am unteren Ende zugespitzt und tragen einen schönen Kern. Sie enthalten Pigment nur an den mit den Verzweigungen der Genitalbänder correspondirenden Stellen der Magentaschen (vergl. Fig. 18, 5 u. 11) und einigen gleich zu erwähnenden Stellen am Mundrohr. Das Pigment der Magentaschen tritt in oblongen, ziemlich grossen, gelbbraun glänzenden Flecken auf, welche in Alkohol in schwarze kleine Körner zerfallen. Eine sehr wichtige Rolle bei der Verdauung scheinen noch die Magenfäden, »Filamente«, zu spielen. Wurmförmig langsam sich hin und her bewegend, erfüllen sie als dichter weisser Knäuel den Magen (Fig. 11 *f*) und erheben sich von Querfaltungen des Magens, reihenweise die Genitalbänder begleitend. Uebrigens sind die Reihen durch eine mittlere filamentlose Partie der Magenwand von einander getrennt (vergl. die Erklärung von Fig. 4 u. Fig. 11). Der Querschnitt der Filamente zeigt planconvexen Umriss mit einer starken Achse hyaliner Substanz (Fig. 25 *m*). Eigenthümlich ist bei den Filamenten, dass die gewölbte Seite vorzugsweise nur Flimmer- und Nesselzellen und wenig Drüsen, die plane Seite dagegen ausschliesslich nur Drüsenzellen trägt. Gegen die Spitze hin verwischt sich dieser Gegensatz, auch werden die Filamente drehrund und sind mit einer grossen Menge Nesselzellen ausgestattet (Fig. 25). Die Länge der Fäden mag 2 bis 3 mm betragen, ihre Breite 58 μ, diejenige der Geisseln 19 μ.

Was nun die oben erwähnten Pigmentablagerungen am Mundrohre betrifft, so bestehen dieselben aus vier ziemlich scharf umschriebenen elliptischen Flecken am oberen Theile dieses Organs. Sie sind schon mit dem blossen Auge leicht zu erkennen und von sehr constantem Vorkommen. Genauer genommen liegen sie in den Winkeln des im Querschnitt rautenförmigen Mundrohrs über den Magentaschen. Eine Deutung vermag ich nicht zu geben, will jedoch erwähnen, dass die ovalen Körper, welche Lamouroux in dieser Gegend als Kauplatten beschrieben, vermuthlich auf diese Flecken sich zurückführen lassen werden.

Das Mesoderm der Tentakelstiele soll bei den Tentakeln betrachtet werden, zu deren Schilderung wir nun übergehen.

Digitized by Google

Tentakel und Tentakelknöpfe.

Die Tentakel erreichen eine Länge von $^1/_2$—$1^1/_2$ mm und entspringen in sehr veränderlicher Zahl von den Armen. Ihr Stiel ist an der Basis oblong im oberen Theil aber drehrund und etwas verjüngt. Der ihnen aufsitzende Knopf bildet eine etwas abgeplattete kugelige Anschwellung von 0,35 mm Durchmesser und zeigt auf seinem abgeplatteten Ende meist eine leichte Einsenkung, die schon mit blossem Auge durch ihre braungelbe Pigmentirung zu erkennen ist. Das Ectoderm ist nur an der Aussenseite der äussersten Reihe der Tentakeln pigmentirt, die übrigen sind blos mit der pigmentlosen Modification des Ectoderm bekleidet. Auch ist die Gallertmasse der Tentakel sehr schwach entwickelt, bis auf den Gipfel, wo sie sich bedeutend verdickt (Fig. 6). Hier misst sie 67 μ, während sie sonst blos 9 μ Dicke erreicht. Die Tentakelstiele sind daher durchscheinend und der Umfang ihres inneren Hohlraums kennzeichnet sich durch einen blaugrauen Streifen. Die Entoderm-Auskleidung der Hohlräume unterscheidet sich wesentlich von derjenigen der Radiärkammern dadurch, dass die Zellen zu Stützzellen werden. Sie stellen sich als einschichtige Lage grösserer dünnwandiger Zellen dar (Fig. 12), deren Inhalt überwiegend aus homogener Substanz besteht, welche die Zelle, und zwar am stärksten den untersten Theil derselben, erfüllt. Dabei tragen die Zellen im oberen Theil viel Pigment, in Gestalt grösserer oder kleinerer Körner. Am Ende des Tentakelhohlraums häuft sich das Pigment oft besonders stark an, man sieht dann durch das schwarze Feld nur einige helle Punkte, die Drüsen, schimmern. Die hyaline Substanz der Zellen ist ohne Zweifel elastischer Natur, was schon daraus hervorgeht, dass bei absterbenden Thieren die Tentakeln regelmässig ausgestreckt werden, das heisst also wenn der Zug der Muskeln nachlässt. Die Höhe der Zellen schwankt zwischen 20 und 30 μ, ihr deutlicher wandständiger Kern misst 4 μ.

Zwischen den elastischen Zellen liegen, wie erwähnt, Drüsen in ziemlicher Menge (Fig. 12 *d* und Fig. 12 *a*). Sie gleichen denen des Magens und der Radiärcanäle. Ihre Form ist auch hier birnförmig oder mehr kugelig: je nach dem Contractionsgrade des Thieres. Auffällig ist ihre leichte Ablösbarkeit. Durchschneidet man einen Tentakel am lebenden Thiere, so rollen jene Drüsenzellen, Kugelgestalt annehmend, in grosser Menge aus der Höhlung des Tentakels hervor.

Digitized by Google

Bei Präparaten, welche in Eiweiss eingebettet waren, gewahrte man auf dem Entoderm noch eine dicke Schicht körniger Substanz, vermuthlich Chymus-Flüssigkeit, welche von der eindringenden Eiweissmasse an die Wände angepresst wurde. Dasselbe Verhältniss trifft man auch in den Radiärkammern.

Die Function der elastischen Zellen wird darin bestehen, dass sie die durch die Längsmuskeln contrahirten und einwärts gekrümmten Tentakeln vermöge ihrer Elasticität wieder strecken und aufrichten. Ausserdem verleihen sie in diesem Zustande den Tentakeln grössere Starrheit und vereinigen hiermit grössere Biegsamkeit, als ein mächtig entwickelter Gallertcylinder darbieten würde.

Den Ausführungen KÖLLIKER's (Icones Histiologicae II. Abth.) über die Bildung und Classification dieser Elemente schliesse ich mich rückhaltlos an und verweise deshalb auf diesen Autor. Nur eine Thatsache möchte ich hervorheben, dass nämlich ähnliche Stützzellen mit Ausnahme der Aeginiden bekanntlich bei allen Medusen vorkommen.

Die starken Muskelstränge der Arme vertheilen sich in die Tentakel dergestalt, dass jedem derselben eine einzige Lage von Fasern zukommt. Indem diese Fasern auch hier wie an den grossen Längsmuskeln und Ringmuskeln, von denen sie entspringen, die Tendenz bewahren sich in das Mesoderm einzusenken, entstehen gegen das Ectoderm vorspringende Leisten, welche in dem kreisrunden Querschnitt des Tentakelstiels eine sternförmige Figur erscheinen lassen (Fig. 8). Die Untersuchung ergab hier sämmtliche Fasern noch mit den Ectodermzellen in Verbindung (Fig. 20 *a*). Diese erscheint jedoch nicht etwa in der Art, dass der obere, kernhaltige Theil der Zelle sich einfach verdünnt und in die Tiefe streckt, sondern auf ganz eigenthümliche Weise. Der obere Theil der Zelle gewinnt nämlich nicht an Länge, vielmehr schickt er blos zwei granulirte Fortsätze ab, von denen aus zwei contractile Fortsätze rechtwinklig abbiegen. Diese sind schwächer oder von gleicher Stärke wie die granulirten Fortsätze, homogen und stark lichtbrechend. Die Länge der zwei granulirten Fortsätze ist natürlich abhängig vom Grade der Einsenkung der contractilen Theile der Faser in das Mesoderm. Sie können fast die doppelte Länge der Zelle betragen, nämlich 18 μ; dagegen sind dieselben an denjenigen Zellen, welche in der Nähe der Kanten der oben erwähnten Leisten lagern, kaum angedeutet (vergl. Fig. 20 *a*). Da die Muskulatur der Tentakeln sowohl mit den acht Randmuskeln, als auch mit den

Digitized by Google

acht Längsmuskeln in continuirlichem Zusammenhang steht, aber bei den kernhaltigen Fasern derselben eine Verbindung mit den Ectodermzellen nicht nachgewiesen werden konnte[1]), so bestehen hier an einem Muskelgebilde zwei in der Phylogenie nach einander auftretende Stadien neben einander. Nämlich erstens sogenanntes Neuromuskelgewebe oder Muskelepithel und zweitens eigne mit Kernen versehene Muskelzellen, welche vom Ectoderm abzuleiten sind. Die Muskelfasern reichen nicht bis in den Knopf der Tentakeln, vielmehr endigen sie dicht vor demselben mit feiner Spitze, so dass die Verbindung dieser mit dem reizbaren Tentakelknopf nur wahrscheinlich ist. Neben diesen Längsfasern findet sich nichts von einer Ringfaserschicht. Eine solche wird durch Querfalten des Mesoderms oder der Cuticula bei Contraction vorgetäuscht. Es genügt auch die Längsfaserschicht vollkommen, um die oben schon berührte Veränderung der Tentakeln zu Stande kommen zu lassen.

Complicirter und beachtenswerth sind die histiologischen Verhältnisse der Tentakelknöpfe. Bei mässiger Vergrösserung und schwacher Carminfärbung zeigt ein Längsschnitt (Fig. 6) von aussen nach innen folgende Schichten: 1) Die Cuticula (Fig. 6 *c*); 2) Nesselkapseln (Fig. 6 *nz*), welche in zusammenhängender stark lichtbrechender Zone dem Knopfe in der Ansicht von oben ein eigenthümliches Ansehen verleihen, und deren Cnidocils von 57 μ Länge die erste Schicht durchbohren; 3) einen von hyalinen radialen Linien durchzogenen Abschnitt mit spärlich zerstreuten, durch Carmin stark roth sich färbenden Kernen, zwischen denen man trübe granulirte Streifen bemerkt (Fig. 6 *fbi* 1); 4) ein Stratum dicht gedrängter rother Kerne (Fig. 6 *k*); 5) einen ganz ähnlich aussehenden Abschnitt wie No. 3 (Fig. 6 *fbi* 2); 6) einen schmalen hellen Saum (Fig. 6 *x*); 7) die hyaline mit Fasern durchzogene Substanz (Fig. 6 *m*) und endlich 8) die elastischen Mesodermzellen, welche hier niedriger sind als im Tentakelstiel (Fig. 6 *el*).

Wird nun ein macerirter Knopf zerzupft, so gelingt es die verschiedenen Elemente desselben zu isoliren. Man erhält dann folgende Zusammensetzung der dem Ectoderm entsprechenden Theile des Knopfes. Die Hauptmasse derselben bilden 76 μ lange fibrilläre Zellen, deren oberer Theil eine 18 μ lange säbelförmige Nesselkapsel (Fig. 7 *a*) entwickelt und deren Kern gewöhnlich in der Mitte der blos 1—2 μ starken Fibrille anliegt (Schicht 3 und 5 bildend), selten direct unter der Nesselkapsel. Bei jungen Thieren sitzen die

[1] Dies ist später dennoch gelungen. Siehe Anmerkung pag. 149.

Digitized by Google

Nesselkapseln enthaltenden Zellen dicht auf der Gallerte und messen blos 1 μ. Die 6 μ Länge messenden Kerne bilden die unter No. 4 aufgeführte Schicht. Unter derselben nimmt die Zelle wieder Fibrillenform an und endigt gewöhnlich mit einem Füsschen oder Knöpfchen, welches in 2—3 Fortsätze ausläuft (Fig. 7 *a* bei *y*). Zwischen diesen Nesselzellen lagern nun auch schlauchförmige schmächtige Drüsenzellen von 1 μ Breite (Fig. 7 *c*), getragen von einem kurzen Stiel, der ebenfalls Ausläufer entsenden kann. — Die Lücken zwischen diesen Nessel- und Drüsenzellen werden durch jüngere Elemente ausgefüllt, deren Form Fig. 7 *b* und deren Lage die dunkle Schattirung Fig. 6 in der Schicht *fib* 2 darstellt. Sie zeigen die verschiedensten Entwicklungsstadien und treiben sehr frühe schon eine Fibrille.

Die Anfangs erwähnten Pigmentflecke werden durch Pigmentzellen gebildet, welche ausser gelbbraunem Farbstoffe auch noch Nesselkapseln entwickeln können. Von den pigmentlosen Zellen sind sie durch ihre bauchig kolbige Gestalt unterschieden.

Alle diese Zellen stehen höchst wahrscheinlich vermittelst der Ausläufer (Fig. 7 *a* bei *y*) des Fusses mit einander in Verbindung; wenigstens habe ich beim Zerzupfen macerirter Knöpfe öfters 3—4 solcher Zellen zusammenhängend erhalten. Einzeln isolirte Zellen zeigen immer scharf abgebrochene Enden der Füsschenfortsätze. Der oben unter No. 6 aufgeführte Saum (Fig. 6 bei *x*) wird aus den Endigungen der Zellen und deren Anastomosen zusammengesetzt.

Eine Eigenthümlichkeit der Nesselzellen ist ein kleiner Knoten (Fig. 7 *a* bei *z*) am untern Theil der Fibrille; er tritt in der Mitte zwischen Kern und Fuss derselben ziemlich constant auf.

Weniger starke Anschwellungen finden sich unregelmässig zerstreut sowohl über, als unter dem Kern [1]). — Sucht man nach einer Erklärung dieses eigenthümlichen Baues der Knöpfe, so liegt es zwar nahe mit KOROTNEFF an eine nervöse Natur der Zellen zu

[1]) Nach KOROTNEFF (Arch. de Zoolog. exp. et gén. T. V. Paris 1876) stellen die Kerne der Nesselzellen bipolare Nervenzellen vor und sollen von den nesselkapseltragenden Zellen durchbohrt werden, indem diese mit ihrer Fibrille in die »Membrana propria« eindringen. Diese Durchbohrung beruht auf Täuschung, die Kerne liegen oft der Fibrille seitlich an (Fig. 7 *a*), wodurch sie allerdings wie durchbohrt erscheint, während sie doch blos hinter dem Kern herläuft.

Nach TASCHENBERG sind die fibrillären Nesselzellen einfach gestreckte Ectodermzellen, denn nach seiner Ansicht könne nur durch diese eigenthümliche Gestalt genügender Raum für einen reichlichen Nachwuchs gegeben werden.

Digitized by Google

denken, doch dürfte für diese Ansicht ein bestimmter Beweis kaum beizubringen sein. Allein jene Ansicht gewinnt etwas an Bestimmtheit, wenn man die hohe Reizbarkeit auch für Lichtstrahlen in Betracht zieht. So genügt z. B. bei gesunden Thieren der Schatten der Hand um Contraction zu verursachen. — Jedenfalls sind die Zellen der Tentakelknöpfe die empfindlichsten des Thieres.

An die Betrachtung der Tentakeln knüpft sich mit Fug diejenige der Randpapillen an.

Randpapillen.

Die Randpapillen (Fig. 10, 11 *z*) unterscheiden sich bezüglich ihres Baues gar nicht, bezüglich ihrer Stellung aber sehr wesentlich von noch nicht ausgewachsenen Tentakeln. Die Randpapillen unseres Thieres bilden sich also nicht zu Haftorganen um, wie von H. J. Clark bei anderen Arten beobachtet wurde. — Sie stehen in der schon mehrfach erwähnten Randfurche, in der Mitte der von den Armen eingeschlossenen Buchten des Glockenrandes[1]). Ihre complete Zahl ist acht; also vier interradiale, welche in den Ebenen der Septen liegen und vier radiale. Ihre Länge beträgt 25 μ, die Breite des Stiels 57 μ, diejenige der Knöpfe 152 μ. — Auch die für die Tentakeln schon angegebenen Grössenverhältnisse der histiologischen Elemente reduciren sich nach Massgabe der ganzen Länge der Papillen. Die fibrillären Nesselzellen messen 47 μ, die Gallerte hat eine Dicke von 38 μ, die elastischen Zellen sind 9 μ hoch.

Die Anwesenheit der Papillen ergibt sich erst bei genauer Untersuchung und selbst dann entziehen sie sich leicht der Beobachtung. Sie fehlen bei der grössten Anzahl der Individuen vollständig[2]) und sind nur bei ungefähr 20% derselben vorhanden, aber auch dort ist ihre Zahl meist geringer als acht; häufig finden sie sich nur an einer Seite. Morphologisch ist die überaus grosse Inconstanz des Vorkommens von Belang, da dieselbe auf Rückbildung der Organe gedeutet werden kann.

---

[1]) Bei einem beschädigten aber wieder geheilten Thiere fand ich einmal einen echten ausgewachsenen Tentakel in der Randfurche, jedoch nicht in der Mitte der von den Armen eingeschlossenen Bucht des Glockenrandes.

[2]) Dies wurde schon von Keferstein, Clark und Korotneff für andere Arten beobachtet.

Digitized by Google

Geschlechtsbänder.

Die Geschlechtsbänder sind verhältnissmässig complicirt gebaut. Ich betrachte daher zunächst ihren Bau in den verschiedenen Stadien der Reife, dann die histiologischen Verhältnisse. Ueber die Topographie wurde schon im allgemeinen Theil das Nöthige gesagt.

Die erste Anlage der Geschlechtsbänder geschieht durch Einwucherung vom Magen und dessen Taschen aus in die Zwischensubstanz. Die Einwucherungen kommen an den verschiedensten Stellen (Fig. 17) vor, bald höher bald tiefer in der Nähe des Kelchgrundes, bald an der innern Kante der vorspringenden Zwischensubstanz (Fig. 17 *a*), am häufigsten aber mit zwei symmetrischen Blindsäcken, so dass die Zwischensubstanz eine Kleeblattform annimmt (Fig. 3). Die Einwucherungen erscheinen Anfangs an Quer- und Längsschnitten hohl und drehrund, nur das Kopfende ist solide. Sie sind eben so durchscheinend wie das Entoderm. Die Wucherungen nehmen rasch an Breite und Länge zu. Hierbei treiben sie unaufhörlich neue Sprossen, so dass bald die ganze, in ihrem Bereich liegende Zwischensubstanz mit diesen dendritischen Bildungen angefüllt ist.

In einem späteren Stadium trifft man die Verzweigungen dicht zusammengedrängt und von der Zwischensubstanz vollständig umflossen (Fig. 4 und 5). Sie zeigen dann ein trübes Aussehen, nur ihr Rand erscheint heller. Um diese Zeit sind wohl die älteren Zweige zusammengeschrumpft, sie werden unsichtbar, blos die zuletzt gebildeten Zweige entwickeln sich zu Geschlechtsorganen. Haben sich einmal die einzelnen Aestchen zusammengeschlossen, so erscheinen sie von aussen, jedoch vor der Reife, als ein spiralig gewundenes Band (Fig. 11 *y*). Bei näherer Untersuchung findet man, dass die Krümmung und Faltung des Bandes nicht aus Mangel an Raum geschieht, vielmehr zeigt sich, dass die jungen Zweige schon bei der Anlage des Organs in früher vorhandene Faltungen sich eingesenkt haben. Diese sind wechselseitig, sowohl am Ento- als Ectoderm [1]) anzutreffen, später legen sich die beiderseitigen Ursprünge der Falten ihrer ganzen Länge nach übereinander und die Falten runden sich nach beiden Seiten aus (Fig. 5). Die Längsachse der Falten läuft etwas schräg abwärts dem Kelchgrunde zu, sie trifft die Längsachse der Magentaschen in spitzem Winkel [2]) (Fig. 11 *y*

[1]) Auf Fig. 17 *ck* ist eine solche Faltung im Querschnitt getroffen und man wird zuerst geneigt sein ein solches Trugbild für Einwucherungen des Ectoderms zu halten.

[2]) Diese schräge Faltung, verbunden mit der Ausbauchung derselben, ver-

Digitized by Google

und *gb*). Nach Obigem richtet also sich das Wachsthum der Genitalorgane anfangs wesentlich nach dem vorgefundenen Raume. Letzterer ist es, wodurch die unreifen Genitalorgane von aussen gesehen spiralig gedreht erscheinen.

Beim Beginne der Zeit der Geschlechtsreife entstehen auf der Oberfläche des Thieres dem Auge sofort auffallende Erhebungen[1]) von 1—2 mm Breite (den Querschnitt derselben zeigt Fig. 28). Diese knollenartigen Gebilde ragen nun sowohl in die pyramidenförmigen Räume, als in die Magentaschen, denen ja, wie im allgemeinen Theil schon gesagt, die Genitalien zur Seite liegen, ein. In diesem Stadium entspricht jeder Convexität auf der einen Seite, eine Höhlung auf der andern (wie oben schon angedeutet), so dass die Bänder sowohl von dem pyramidenförmigen Raume, als auch von der Magentasche aus gesehen mit secundären Taschen besetzt erscheinen, den »genital sacculs« CLARK'S. Diese aber stellen nichts als die, durch das Hervorquellen der reifen Genitalbänder vertieften und erweiterten Zwischenräume der oben erwähnten Faltungen dar, und letztere haben sich zu jenen auf der Oberfläche erscheinenden Knollen erweitert. Dass aber die Genitalproducte nicht wirklich aus diesen einzelnen Knollen bestehen, dass sie vielmehr ein gefaltetes Band darstellen, ist bereits oben bemerkt worden.

Bezüglich der histiologischen Verhältnisse habe ich Folgendes anzuführen. Die vorhin erwähnten Einwucherungen zeigen, wie aus einer Reihe von Quer- und Längsschnitten hervorgeht (s. b. Fig. 17, 17 *a*, 19 *y*), in Betreff ihrer histiologischen Zusammensetzung ganz den Habitus des Magenepithels. Je tiefer sie aber einwachsen, desto kleiner werden die Zellen (sie sinken bis zu 4 μ mit einem 3 μ grossen Kern) und um so seltener gewahrt man eine Drüsenzelle zwischen ihnen. Die Zellen verlieren auch ihr Pigment und ihre Geisseln und erscheinen klar und scharf contourirt. Längere Zeit bleiben die Blindsäcke mit Ausnahme ihres mehrschichtigen Gipfels hohl und erscheinen von einer einzigen Zelllage ausgekleidet (Querschnitt

---

ursachen, dass auf Längsschnitten meist eine der Längsachse des Thieres zugewandte also tangentiale Faltung entsteht (Fig. 11), während in Wahrheit die Falten fast radial, also den Magentaschen oder den pyramidenförmigen Räumen zugewandt sind.

[1]) KOROTNEFF beschreibt im Arch. de Zoolog. Exp. et Gén. T. V diese Knollen als selbständige, abgeschlossene Kapseln, welche mit einer Oeffnung zum Austritt der Geschlechtsproducte versehen sind. Er lässt sie aus seinem Mesoderm hervorgehen. Auf seine Ausführungen einzugehen würde zu weit führen.

Digitized by Google

Fig. 19). In späteren Stadien, in denen nur noch die peripherischen Enden der Verästelungen übrig geblieben und durch Vermehrung der Zellen zu soliden Massen geworden sind, hat sich das Protoplasma so getrübt, dass Zellgrenzen und Kerne nur schwer zu erkennen sind. In noch späteren Stadien werden die Contouren der einzelnen Zellen schärfer, nehmen bedeutend an Grösse zu und sondern sich schliesslich in eine dem Magen und dessen Taschen anliegende Keimzellschicht und in eine dem Ectoderm zugewandte Schicht reifer Geschlechtsproducte (vergl. Fig. 28). Bei stärkerer Vergrösserung lösen sich diese zwei Schichten in mehrere, von einer minimalen Masse Zwischensubstanz eingeschlossene Bündel auf. In den letzteren erkennt man leicht die einzelnen Zweige des Geschlechtsorgans wieder. Man beobachtet nämlich, dass kurz vor der Reife die einzelnen Zweige der Geschlechtsorgane von dem oben erwähnten Rande, welcher sich als ein schönes Epithel darstellt, umgeben sind und dass dasselbe mit der Reife stark zusammenschrumpft (bis zu 2 μ und noch geringerer Höhe, Fig. 28 *gep*), in Folge dessen es leicht übersehen wird, namentlich in denjenigen Verzweigungen der Geschlechtsbänder, welche noch mit Keimzellen angefüllt sind.

Die Keimzellen sind meist kleiner, oft auch bedeutend (9 μ bis 38 μ) grösser als die Eier. Sie besitzen einen Kern bis zu 15 μ Durchmesser und mit mehreren Kernkörperchen angefüllt, wovon gewöhnlich einer grösser als die übrigen, welche wiederum bedeutend kleiner als die der reifen Eier sind. — Diese sind unregelmässig ovale (Fig. 28 *o*) mit grobkörnigem Plasma erfüllte Zellen von 28 μ Breite und 30 μ Länge, also von sehr geringem Umfange. Das Keimbläschen misst 8 μ, der Keimfleck 2 μ. Die Eier liegen in vollständig reifem Zustande nicht zusammengepresst, sondern sind durch Zwischenräume getrennt und hängen blos durch feine hyaline Fasern mit einander zusammen (Fig. 28 bei *x*).

Aus diesen Beobachtungen geht hervor, dass die Genitalien (wenigstens bei den weiblichen Thieren)[1] sich aus dem Entoderm[2] entwickeln. Die hierfür sprechenden Gründe sind kurz zusammengefasst folgende:

1) Ist der directe Zusammenhang der ersten Genitalanlage mit dem Entoderm auf Querschnitten leicht nachzuweisen.

[1] Die männlichen Thiere sind nicht häufig; alle Thiere, die ich genauer untersuchte, waren Weibchen; jedoch ist es unzweifelhaft, dass den Männchen gleiche, erst dendritische, dann bandförmig werdende Genitalien zukommen.

[2] Dasselbe wird auch von TASCHENBERG l. c. pag. 62 angegeben.

Digitized by Google

2) Zeigen die genannten Anlagen der Genitalien ganz dieselben Zellformen wie das zunächstliegende Entoderm; besonders auch die für diese charakteristischen Drüsenzellen.

3) Kann man auf Schnitten die allmälige Umwandlung, welche mit den Genitalorganen vor sich geht, verfolgen und behalten dieselben bis zur Reife ihr geschlossenes deutliches Epithel bei.

4) Besitzt das Ectoderm überall eine deutliche Cuticula, wodurch sich die vorhin beschriebenen Falten von denen des Entoderm sofort unterscheiden lassen.

5) Konnten an einer grossen Reihe von Längs- und Querschnitten auf verschiedenen Entwicklungsstadien keine Veränderungen des Ectoderms wahrgenommen werden, welche sich auf die Genitalien beziehen liessen.

Schliesslich erübrigt noch zu besprechen, auf welche Weise die reifen Geschlechtsproducte das Thier verlassen. Für die männlichen Thiere liegen hierauf bezügliche Beobachtungen KEFERSTEIN's[1]) vor, nicht aber für die weiblichen. Nach KEFERSTEIN werden die Spermatozoen durch Risse, welche am Ectoderm auftreten, direct nach aussen entleert. Ich hatte trotz der vielen weiblichen Thiere, die ich unter Händen gehabt, niemals das Glück eine solche Beobachtung betreffs der Eier zu machen. Doch schliesse ich auf ein gleiches Verhalten hauptsächlich aus der Stellung der reifen Eier. Diese liegen, wie oben schon gesagt, immer dem Ectoderm an, welches längs der Genitalbänder sehr schwach ist (es weist bei Alkoholpräparaten blos 6 μ breite und 1 μ hohe Zellen auf, Fig. 28 *ck*). Dagegen liegen dem Magen, also dem Entoderm zugekehrt, die Keimzellen. Diese Anordnung lässt das Austreten der Eier nach der Aussenseite am wahrscheinlichsten erscheinen, indem diese im entgegengesetzten Falle durch die Keimzellen wandern müssten.

Das Ausfallen der Geschlechtsproducte geht mit Wahrscheinlichkeit ziemlich gleichzeitig auf der ganzen Ausdehnung des Bandes vor sich, da die Entwicklung nicht so geschieht, dass die dem Glockenrande zunächst liegenden Eier früher reiften, als die dem Grunde der Glocke näher liegenden.

---

[1] KEFERSTEIN, Untersuchungen über niedere Seethiere in Zeitschrift f. wissenschaftl. Zoologie. Bd. XII. 1863.

Digitized by Google

Erklärung der Abbildungen.

Tafel IX—XI.

Bezeichnungen, welche (mit Ausnahme von Fig. 6) den Figuren gemeinsam sind.

ek	Ectoderm.
m	Mesoderm.
en	Entoderm.
mr	Mundrohr.
mg	Magen.
fi	Filamente.
py	Pyramidenförmige Räume.
vs	Verwachsungsstreif.
rk	Radiärkammern.
sp	Septum.
rc	Durchbohrung desselben = Ringcanal.
bl	Blindsäcke des Stiels.
z	Randpapille.
rf	Randfurche.
p	Papille.
lt	Tentakeln.
tp	Tentakelpigmentflecken.
el	Elastische Zellen.
lmu	Längsmuskeln.
rmu	Randmuskeln.
tsmu	Tentakelstielmuskeln.
mep	Muskelepithel.
nb	Nesselbatterien.
nz	Nesselzellen.
d	Drüsen.
vz	Verdichtete Zwischensubstanz.
s	Säume der Zwischensubstanz.
gb	Genitalbänder.
gep	Genitalepithel.

Tafel IX.

Fig. 1. Querschnitt durch das obere Drittel des Stiels. (Vergr. $^{20}/_{1}$, sowie auch Fig. 2, 3, 4 u. 5.)

Fig. 2. Schiefer Schnitt durch die Ansatzstelle des Stiels an die Glocke.

Digitized by Google

Der untere Theil zeigt die Verengerung der Blindsäcke des Stiels durch die Papille. Die Schattirung in derselben ist verdichtete gefärbte Zwischensubstanz.

mg bezeichnet einen bereits dem Magengrunde zugehörigen oberen Hohlraum.

Fig. 3. Querschnitt durch das untere Viertel des Kelches, die Communication des Magens mit den Radiärkammern zeigend. Die Genitalbänder umschliessen die Kanten der mit Ectoderm ausgekleideten pyramidenförmigen Räume. Die Faserzüge des Mesoderms sind nicht eingezeichnet, um bei der Kleinheit der Figur die Deutlichkeit nicht zu beeinträchtigen.

Fig. 4. Ein Schnitt, welcher höher als der vorhergehende geführt ist. Die paarigen Längsmuskeln der Glockenwand bilden hier noch eine einzige Masse. Die von ihnen und den Geschlechtsbändern umgebenen pyramidenförmigen Räume haben sich bedeutend erweitert und man sieht gegen den Magen zu die Querschnitte des Muskelepithels. Der Magen zeigt bereits Ausbuchtungen, die Anfänge der Magentaschen, welche den Radiärkammern anliegen. — Filamente sind in diesem Schnitte noch nicht sichtbar. Ihre Lage, wenn der Schnitt weiter oben geführt worden wäre, ist durch die Buchstaben *fi* bezeichnet.

Fig. 5. Dieser schiefe Schnitt trifft die Uebergangsstelle des Magens in das Mundrohr. Die Magentaschen erscheinen bei:

t_1 vollständig getrennt von der Basis des Mundrohres, bei:

t_2 hängt die Wand des Mundrohres noch mit der des Magens resp. der Taschen derselben zusammen, bei:

t_3 sieht man den Beginn des Mundrohres brückenartig über dem Magen liegen und darunter die Verbindung des Magens mit den Taschen, bei:

t_4 zeigt die Magentasche vollständig freie Verbindung mit dem Magen.

Die Filamente haben sich zu conischen oder gegabelten Hervorragungen verkürzt und erscheinen in dieser Gestalt auch in den Taschen. Die prall gefüllten Genitalbänder sind in zwei verschiedenen Schnittebenen eingezeichnet; sie vergegenwärtigen die Faltung der Bänder, wodurch das Ansehen einer schraubenförmigen Windung derselben erzeugt wird (vergl. Flg. 11 bei *y*).

Die Längsmuskeln haben sich bedeutend verstärkt, während die Gallertsubstanz an Dicke abgenommen hat. Das Muskelepithel ist weggelassen.

Fig. 6. Tentakelknopf mit einem Theil des Stiels. Das Pigment im Centrum des Knopfes ist der Deutlichkeit wegen weggelassen. Die Muskelepithelfasern des Stiels sind ein wenig contrahirt und haben das Ecto-, Meso- und Entoderm in Ringfalten gezogen. (Vergr. $^{100}/_{1}$.)

y Zone, welche von den Zellfüsschen gebildet wird.

Fig. 7. Isolirte Ectodermzellen von den Tentakelknöpfen.

a Erwachsene Nesselzellen mit Fibrillen, in deren Mitte der Kern, welcher bei einer seitlich anliegt, bei der andern von der Fibrille durchbohrt erscheint.

x Knötchen mit 1—2 stark lichtbrechenden Punkten.

y Ein Nesselzellfüsschen mit 3 Ausläufern.

Digitized by Google

b Jüngere Nesselzellen in verschiedenen Entwicklungsstadien.
c Drüse.
d Pigmentzelle.

Fig. 7*a*. Cuticula mit Durchbohrung der Cnidocil's. Ansicht von oben. Vergrösserung $^{650}/_{1}$.

Fig. 8. Querschnitt durch den unteren Theil eines Tentakels. Vergr. $^{100}/_{1}$.

Tafel X.

Fig. 9. Schnitt durch einen Arm; die Randmuskeln sind schief getroffen. Die Randfurche tritt besonders stark hervor.

Fig. 10. Schnitt durch den Glockenrand um die ohrförmige Oeffnung des Septum und die Randpapille zu zeigen. Diese erscheint im Durchschnitt, ihr Gipfel trägt eine Schicht dicht gedrängter Nesselzellen. Das Septum ist ganz mit Drüsen bedeckt. Die Communication des Papillen-Lumen mit den Radiärkammern ist deutlich. — Das Ectoderm trägt eine starke Drüsenzone.

x Optischer Durchschnitt des Entoderm auf dem Rande der ohrförmigen Oeffnung.
y Mündung der Nesselbatterie. Verg. $^{50}/_{1}$.

Fig. 11. Das Thier geöffnet, um die verschiedenen Höhlen zu zeigen. Ein Arm ist weggenommen, der rechte Arm durchschnitten, man sieht die Radiärkammer in denselben sich fortsetzen und die hohlen Tentakeln in ihn einmünden. An der gegenüberliegenden Seite ist der Schnitt hart am Septum vorbei geführt; oben in demselben gewahrt man die ohrförmige Durchbrechung desselben, den Ringcanal, darüber den Randmuskel. Unter diesem nach aussen in der Randfurche liegt die Randpapille. Im Magengrunde gewahrt man bei:

rko die Oeffnungen, durch welche der Magen mit den Radiärkammern communicirt und bei:
blso die Mündungen der Blindsäcke des Stiels. Die hellen Streifen bei:
mt Magentaschen, *mto* Eingänge in dieselben.

Jene dunkeln Massen zur Seite derselben sind die Anfänge der Genitalbänder. Die Filamente sind bis auf eine Reihe der rechten Seite abgetrennt, sie würden sonst den ganzen Magenraum mit einem weissen Fadenknäuel ausfüllen, übrigens sieht man in der Medianlinie des Magens (jedoch in der Zeichnung bedeutend verkürzt) wagrechte parallele Leisten, von denen sie sich, die Genitalien begleitend, erheben würden. Die Genitalbänder sind in zwei Stadien dargestellt. Erstens als prall mit Geschlechtsstoffen gefüllte Bänderpaare. Die vordere rechte Magentasche ist geöffnet und ein solches reifes Genitalband halbirt. Man sieht den ganzen Verlauf desselben. Die secundären Täschchen sind nicht eingezeichnet. — Zweitens finden sich unreife dendritisch verzweigte, stark pigmentirte Genitalbänder (linke Seite der Figur bei *y*). Zwischen den Genitalbändern sieht man die starken Längsmuskelpaare, welche über die Arme sich ausbreiten und am Glockenrande die acht Randmuskeln. Nesselbatterien sind in grosser Zahl, namentlich auf den Magentaschen sichtbar. — (Vergr. $^{3}/_{1}$.)

Fig. 11*a*. Ein kleines Thier in natürlicher Grösse und Stellung.

Fig. 12. Stück eines Tentakelstiels, Längsschnitt. Das Mesoderm dringt zwi-

Digitized by Google

schen die elastischen Zellen des Entoderms ein. Das Ectoderm gehört dem innern Abschnitte an. (Vergr. $^{550}/_{1}$.)

Fig. 12*a*. Zwei Drüsen aus dem Tentakelstiel. Nach dem Leben.

Fig. 13. Einfache Endigungen der Mesodermfasern und ihre Verbindung unter einander von der Fläche gesehen. (Vergr. $^{150}/_{1}$.)

Fig. 14. Verlauf ungetheilter Mesodermfasern. Die Zellen des Ectoderm abgefallen; die Säume und die zwischen den Ectodermzellen eindringenden Fortsätze der Gallerte werden sichtbar. (Vergr. $^{150}/_{1}$.)

Fig. 15. An der Ectodermseite sich verzweigende Fasern des Mesoderm, in dessen Mitte man eine beginnende Schrumpfung wahrnimmt.

Fig. 15*a*. Das Ectoderm stärker vergrössert. Es gehört dem äusseren Glockenrande an.

y Schleimschicht auf der
x dünnen Membran der
c Cuticula liegend.

Fig. 16. Peripherischer Theil zweier Nesselbatterien im Durchschnitt.

a Reife Kapseln und dazu gehörige Zellen.
b Unreife, in der Entwicklung begriffene Kapseln. Die äusseren Zellen flachen sich zu einer Hüllmembran ab. (Vergrösserung $^{600}/_{1}$.)

Fig. 17. Querschnitt durch das untere Viertel des Kelches (siehe Fig. 3). Der pyramidenförmige Raum, mit zwei seitlichen Einbuchtungen des Ectoderms, ist von einer starken Mesodermschicht umgeben, in welcher sich Längs- und Querschnitte der Genitalbänder befinden, wie sie in sehr frühem Zustande (vergl. Fig. 18 a) erscheinen. Theilweise stehen dieselben noch mit dem Entoderm in Zusammenhang. (Vergrösserung $^{80}/_{1}$.)

x Durchschnitt des Entoderm auf dem Rande der ohrförmigen Oeffnung.

Fig. 17*a*. Starke Entodermwucherung an der dem Magen zugekehrten Kante. (Schwächere Vergr.)

Tafel XI.

Fig. 18. Pigment des Ectoderms (vgl. Fig. 11 *y*), wie es in den Magentaschen, die Genitalbänder begleitend, erscheint. (Vergr. $^{40}/_{1}$.)

Fig. 18*a*. Verzweigung einer Genitalbandanlage, mit Weglassung des Ento- und Ectoderm. (Vergr. $^{40}/_{1}$.)

Fig. 19. Längsschnitt durch eine Entodermwucherung (*y*) nebst Querschnitt einer solchen, welche etwas tiefer in die Zwischensubstanz eingedrungen, aber noch mit Entodermdrüsen versehen ist. Verkleinerte Copie nach einem, bei starker Vergrösserung gezeichnetem Camerabilde. Jetzige Vergr. circa $^{200}/_{1}$.

Fig. 20. Muskelepithelzellen.

a Zellen aus dem Tentakelstiel. Man sieht, wie die Länge der beiden Fortsätze, in welche der granulirte Theil der Zelle ausgezogen ist, durch den grösseren oder geringeren Grad der Einsenkung der contractilen Fortsätze in das Mesoderm bedingt wird. Mit der Verlängerung des granulösen Theils

Digitized by Google

geht parallel eine Verlängerung der contractilen Fortsätze. (Vergr. $^{640}/_{1}$.)

b u. *c* Zellen vom oralen Theil der Glocke. Die contractilen Fortsätze der Zelle *b* sind beiderseits abgeschnitten. (Vergrösserung $^{640}/_{1}$.)

Fig. 21. Entoderm mit Drüsen von den Radiärkammern. (Vergr. $^{600}/_{1}$.)

Fig. 22. Querschnitt durch die Tiefe des Mundrohres. Das Entoderm mit Geisseln und Drüsen. (Vergr. $^{700}/_{1}$.)

Fig. 23. Magenepithel mit Drüsen. Nach dem Leben. Von oben gesehen. (Vergrösserung $^{700}/_{1}$.)

Fig. 24. Ectoderm des Fusses mit Klebschleim absondernden Drüsenzellen. Im Grunde jüngere Elemente. (Vergr. $^{250}/_{1}$.)

Fig. 25. Ende eines Filaments, welches stark mit Nesselzellen besetzt ist. (Vergr. $^{500}/_{1}$.)

Fig. 26. Muskelfasern.

a mit seitlichem Kern. (Vergr. $^{500}/_{1}$.)

b Lagerung der Fasern. (Vergr. $^{250}/_{1}$.)

c Faser mit zwei Kernen, welche dicht bei einander liegen. (Vergrösserung $^{500}/_{1}$.)

Fig. 27. Diverse Nesselzellen.

a Birnförmige. (Vergr. $^{900}/_{1}$.)

b Säbelförmige. (Vergr. $^{900}/_{1}$.)

a', *b'* Dieselben ausgestülpt. (Vergr. $^{550}/_{1}$.)

c Grosse ovale Kapsel aus einer Batterie, ausgestülpt. (Vergrösserung $^{1000}/_{1}$.)

c' u. *c''* Ebensolche noch intact mit anhängenden Zellen von der Seite und von oben gesehen. (Vergr. $^{800}/_{1}$.)

Fig. 28. Reifes Ovar, nur zum Theil ausgeführt. Man unterscheidet Keimzellen mit grossen Keimblasen, in welchen 2—3 Kerne liegen und Eier mit grobkörnigem Plasma, verbunden unter einander vermittelst feiner Fäserchen (*x*).

o Eizellen.

Die einzelnen Verästelungen der Geschlechtsbänder, welche mit feinem Epithel ausgekleidet sind, sind prall angeschwollen und haben das Mesoderm bis auf ein dünnes Häutchen ganz verdrängt. Sie stellen so eine compacte Masse dar, welche von dem pigmentirten Entoderm und dem niedrigen Ectoderm umschlossen wird. (Vergr. $^{250}/_{1}$.)

Fig. 29. Ectoderm der äusseren Glockenseite. (Vergr. $^{900}/_{1}$.)

a Cuticula mit darunter liegenden Zellen.
b Cuticula allein.
c Obere Membran derselben.
} Ansicht von oben.

y Isolirte Stückchen der gestreiften Schicht der Cuticula. Seitenansicht.

Digitized by Google

Gibt es Stockbildungen (Cormi) bei den Vertebraten?

Von

Dr. A. Rauber,

ao. Professor in Leipzig.

Mit Tafel XII u. XIII.

Wenn man die Tunicaten aus entwicklungsgeschichtlichen und vergleichend anatomischen Gründen als an der unteren Grenze des Vertebratenstammes liegend und demselben zugehörig betrachtet, so besteht über die Nothwendigkeit der Bejahung jener Frage kein Zweifel; denn es würden in diesem Falle die stockbildenden Tunicaten vom Wirbelthierreich umschlossen sein. Lassen wir jedoch die Tunicaten ganz ausser Betracht und stellen einfach die Frage auf, ob unter den allgemein als Wirbelthiere anerkannten Abtheilungen des Thierreichs Stockbildungen vorkommen. Man ist gewöhnt, hier mit einem absoluten Nein zu antworten, ob man nun die niederen oder höheren Formen des Vertebratenstammes in Betrachtung zieht. Demungeachtet ist vielleicht Aussicht vorhanden, die Ausbildung von Thierstöcken in weiterer Verbreitung anzutreffen und nicht allein auf Wirbellose oder nur auf gewisse Stämme der Wirbellosen beschränkt vorzufinden, als es der gewöhnlichen Annahme nach sich zu verhalten scheint.

Es sind die so oft als räthselhafte Wesen betrachteten sogenannten Mehrfachbildungen, die Monstra mit mehrfachen Leibern, die ich hier im Auge habe. Man begnügt sich in der Regel, sie als pathologische Producte zu betrachten, die aus einem Excess des Bildungstriebes oder Bildungsmateriales hervorgegangen sind. Unter diesem Gesichtspunkt liegen die Mehrfachbildungen ab-

Digitized by Google

seits der zoologischen Analyse. Es kann aber nicht gleichgültig sein, wie weit hinauf in der Thierreihe, in welcher Verbreitung innerhalb ihres grossen Gebietes und mit welchem Formenreichthum begabt Thierstöcke zur Entwicklung gelangen. So muss es also dem feststehenden Vorurtheil gegenüber darauf ankommen, zu untersuchen, welche Gründe vorhanden sind, die Mehrfachbildungen der Wirbelthiere und gewisser Wirbellosen unter dem Gesichtspunkt von Thierstöcken aufzufassen, sie damit ihres pathologischen Charakters mehr oder weniger zu entkleiden, insoweit es auf den Typus selbst ankommt, und sie in eine normale Kategorie einzureihen.

Schon frühzeitig machen sich Gegensätze in ihrer Beurtheilung bemerkbar. »Dass solche ursprünglichen Bildungsfehler (nebst den einfachen Missbildungen) in die pathologische Anatomie gehören, wird Niemand läugnen, der den Begriff der Anatomie im Allgemeinen aufgefasst hat. Dass sie interessanter als die meisten Texturveränderungen und auch als die in allen Lebensperioden entstehenden Formabweichungen sind, kann nur ein oder der andre Repetent oder durch ihn irre geleitete Schüler bestreiten, der den Werth einer Disciplin nur nach dem pecuniären Ertrage, welchen sie aus dem Erlernten zu schöpfen hoffen, nicht aber nach der wissenschaftlichen Tendenz und dem Einflusse, welchen sie auf andre Disciplinen und die Bildung des Geistes hat, abzuwägen verstehen.«

Man kann sich eines Lächelns nicht erwehren, wenn man bedenkt, dass kein Geringerer als J. Fr. Meckel[1]) in dieser Weise seinen Standpunkt vertheidigen zu müssen glaubte. Nun, es sind die Monstra, wie schon erwähnt, seitdem wesentlich bei der pathologischen Anatomie verblieben, wofern sie nicht als besondre Disciplin behandelt wurden, und werden in gewissem Sinne und in bestimmter Ausdehnung auch in der Folge dabei verbleiben. Der berühmte Autor, der den Monstris eine besondere wissenschaftliche Vorliebe zugewendet hatte, würde indessen schwerlich gegen den Versuch etwas zu erinnern haben, die Mehrfachbildungen in typischer Hinsicht auf die Stufe der Norm zu erheben. Welcher rechtfertigenden Worte aber scheint es erst zu bedürfen, um ein der üblichen Auffassungsweise scheinbar so viel ferner liegendes Unternehmen mit einiger Aussicht auf Erfolg einzuführen! Doch lassen wir die Entscheidung einfach in der Macht der Gründe liegen, wenn wir

[1]) J. Fr. Meckel, pathologische Anatomie, Vorrede pag. 13.

Digitized by Google

behaupten, Mehrfachbildungen sind aus der unvollständigen, unter bestimmten Verhältnissen vollständigen, Theilung eines Keimes hervorgegangene Thierstöcke.

Schon allein der Umstand, dass bei Säugethieren die innerhalb eines einzigen Chorion entwickelten normalen (monochorialen) Zwillinge ihrem innersten Wesen nach nirgend anders wohin als genau in die Reihe der mehrfachen Monstra gehören, deren am weitesten ausgebildeten Grad sogar und auf diese Weise ein normales Product, hervorgegangen aus dem Typus der Mehrfachbildungen, sie darstellen, musste von Anfang an schwere Zweifel erwecken, den Typus als solchen für pathologisch zu erachten; da doch nur seine geringeren Grade höchstens pathologische Erscheinungen darstellen konnten.

Der richtigen Auffassung näher kam Geoffroy St. Hilaire[1], welcher in seinem Bestreben, für die verschiedensten Formen der Missbildungen die entsprechenden normalen Wesen aus dem Thierreiche zu ermitteln, die Mehrfachbildungen mit den Compositen zu vergleichen keinen Anstand nahm; er liess jene jedoch durch Verwachsung getrennter Embryonen entstehen und glaubte, die Verwachsung der Embryonen komme in solchen Fällen zu Stande, wenn die bei einander liegenden Embryonen mit entsprechenden Flächen sich berührten (Loi de l'affinité de soi pour soi).

In der Folge glaubte man dem Wesen der Mehrfachbildungen besonders dadurch näher zu kommen, dass man sie als Achsenvermehrung[2] zu erklären suchte, sei es, dass man letztere durch Theilung oder Verwachsung sich vollziehen liess. Gegenüber der Vermehrung einzelner Extremitätenglieder wird man in der That nicht anstehen können, in den Mehrfachbildungen eine Achsenvermehrung zu erblicken: andererseits aber wird man nicht umhin können zu bedenken, dass mit jenem Ausdruck die Thatsache nur bezeichnet oder umschrieben, nicht aber erklärt und das Fremdartige ihrer Erscheinung nicht aus dem Wege geräumt werde.

Mit dem Ziele der vorliegenden Arbeit stimmt dagegen überein ein Ausspruch von Leuckart[3], zu dem derselbe bei Erörte-

---

1. Geoffroy St. Hilaire, Histoire générale des anomalies de l'organisation.

2. B. Schultze, in Virchow's Archiv Bd. VII 1854; über anomale Duplicität der Achsenorgane.

3. Rud. Wagner's Handwörterbuch der Physiologie, Artikel Zeugung,

Digitized by Google

rung der Fortpflanzung durch Theilung gelangte: »Auch an dem ersten Keim der höheren Thiere findet sich abnormer Weise hier und da vielleicht eine Theilung und Knospenbildung. Es gibt wenigstens mancherlei Formen von Doppelmissgeburten, die kaum auf eine andre Weise entstanden sein können.«

Es liegt jedoch nicht in meiner Absicht, dem Leser in einer ausführlichen Schilderung die überaus zahlreiche, seit etwa einem Jahrhundert über den genannten Stoff zu Tage getretene Literatur vorzuführen, sondern ich verweise in dieser Beziehung auf meine unten citirte Abhandlung [1]).

Seitdem hatte ich Gelegenheit, ein auf früher Entwicklungsstufe stehendes Tripelmonstrum vom Hühnchen zu beobachten und genau zu untersuchen. Die folgenden Blätter enthalten das Ergebniss dieser Untersuchung. Man hat in der Beurtheilung der Mehrfachbildungen gerade den Doppelbildungen fast allgemein den ersten Platz eingeräumt. Nicht mit Recht, obwohl Doppelbildungen das häufigere Vorkommniss darstellen.

Tripelmonstra früher Stufen kennt man nur wenige. Lereboullet [2]) hat ein solches vom Hecht, Dareste [3]) zwei vom Hühnchen beschrieben und abgebildet. Von Säugethieren ist eine frühe Stufe eines Tripelmonstrum noch weniger bekannt geworden, als die einer Doppelbildung; doch sind spätere Stadien mehrfach beobachtet. Da nun gerade den frühen Stufen am meisten erklärender Werth beizumessen ist, so stelle ich die ausführliche Beschreibung des erwähnten Tripelmonstrum allem Anderen voran. Eine Zusammenstellung der bisher beobachteten wichtigsten und frühesten Stufen doppelleibiger Monstra von Wirbelthieren findet sich in meiner genannten Abhandlung [4]).

Die zu besprechende Mehrfachbildung stammte von demselben Hühnerhofe, welcher schon im verflossenen Jahre eine (bisher nicht publicirte) Doppelbildung geliefert hatte. Der Wunsch, alle zur

---

in Bd. IV pag. 976. Vgl. auch desselben Autors Schrift: De monstris eorumque causis, Gottingae 1845, pag. 73.

[1]) Virchow's Archiv, Bd. 71, 73 und 74: Die Theorien der excessiven Monstra.

[2]) Lereboullet, Annales des sciences naturelles, IV. Série, Zoologie, 1863.

[3]) Dareste, Production artificielle des Monstres, Bruxelles, 1877.

[4]) Ueber die bis jetzt beobachtete früheste Stufe einer Doppelbildung von Knochenfischen vergleiche man Virchow's Archiv Bd. 75, 1879: »Gastrodidymus des Lachses«.

Digitized by Google

Legung gelangenden Eier aus dieser Quelle zu erwerben, liess sich nicht durchführen, noch weniger standen die Hühner selbst zur Disposition. Ueber die Zahl der zur Mehrfachbildung führenden Eier, über die individuelle Inclination der Zeugenden u. s. w. konnten darum keine Beobachtungen angestellt werden.

Das Ei, welches die Dreifachbildung beherbergte, war $2^1/_2$ Tage lang im Brütofen bebrütet worden. Ihre Ausbildungsstufe entspricht jedoch nur der halben Zeit. Schon nach Eröffnung der Schale und während der Entfernung des Eiweisses war die eigenthümliche Gestalt des hellen Fruchthofes aufgefallen und die Vermuthung erweckt worden, es möchte sich um eine Mehrfachbildung handeln. Was zunächst die Grösse der ganzen Keimhaut betrifft, so hatte deren Rand den Aequator der Dotterkugel um ein Weniges bereits überschritten. Der Dotterhof zeigte normale Beschaffenheit. Der Gefässhof erschien nach aussen deutlich abgegrenzt. Man erkannte die Anlage der Vena terminalis sowie der Blutinseln, die sich durch leicht gelbe Farbe von ihrer Umgebung hervorhoben. Nur die Form des Gefässhofes zeigte sich darin etwas abweichend, dass derselbe nicht kreisförmig oder oval begrenzt, sondern mit dem einen Ende schief ausgezogen war, wovon Fig. 3, Taf. XII eine treue Vorstellung gibt.

Um die Keimscheibe zu möglichst genauer Untersuchung vorzubereiten, wurde in folgender Weise verfahren. Das Eiweiss ward sorgfältig von der Dotterhaut entfernt und letztere sowie die unterliegende Keimscheibe in weitem Bogen um den Gefässhof mit der Scheere umschnitten. Hierauf konnte mit einem aufgelegten Glasplättchen der umschnittene Theil der Dotterhaut sammt Keimscheibe vom Dotter abgehoben werden. Es ist dieser hübsche Kunstgriff für die Untersuchung ähnlicher Stadien sehr zu empfehlen. Ich will ihn den Remak'schen Kunstgriff nennen, da er von diesem Forscher in seiner Entwicklungsgeschichte der Thiere zuerst beschrieben worden ist, während in der Folge Andere ihn für den ihrigen ausgaben. Die Unterfläche der Keimhaut (das Entoderm) wurde darauf mit vorsichtig aufgeschwemmter, schwacher Kochsalzlösung von anhängendem Dotter gereinigt, wobei die Gegenwart einer Dreifachbildung schon mit freiem Auge deutlich erkannt werden konnte. Zur Härtung diente nunmehr $^1/_3$ procentige Chromsäurelösung, die der späteren Entfernung der Dotterhaut keine Schwierigkeit darbot. Zur Färbung ward Carmin verwendet. So vorbereitet, konnte der Keim bei 19facher Vergrösserung mit auffallendem Lichte sowohl bei dorsaler als ven-

Digitized by Google

traler Ansicht mit dem Prisma gezeichnet werden. Nur zur schärferen Bestimmung der Grenzen der Area lucida sowie der Seitenzone der embryonalen Körper gelangte auch durchfallendes Licht zur Anwendung, während im Uebrigen die beliebten Transparentbilder von Keimhäuten, wenn sie ausschliesslich verwendet werden, nur allzuleicht zu Täuschungen Veranlassung geben.

1) Rückenansicht. Taf. XII Fig. 1. $^{15}/_{1}$.

Die Area lucida (*Al*), in unserer Figur weiss gelassen und von dem dunkel gehaltenen inneren Saum der Area opaca (*Ao*) allseitig umgeben, zeigt unregelmässige Form. Sie kann als aus zwei mit einander verbundenen, ungleich grossen Abschnitten (*Al* und *Al'*) zusammengesetzt betrachtet werden. Eine schmale, bei durchfallendem Licht als ein feiner dunklerer, an beiden Enden sich verbreiternder Streifen hervortretende zarte Linie (*e*) trennt beide Abschnitte von einander. Die Verbreiterung stellt jederseits ein dreieckiges Feld (*e'*) von derselben Beschaffenheit dar, wie jener linienförmige Streifen. Der Uebergang der Aussenränder der beiden dreieckigen Felder in die Area opaca ist bei beiden Beleuchtungsarten deutlich wahrzunehmen. Wie sich späterhin, nach geschehener Aufhellung, unter Anwendung stärkerer Vergrösserungen und auf Schnitten ergab, zeigt das Ectoderm der dreieckigen Felder wie ihres Verbindungsstreifens keine von der Umgebung abweichende Beschaffenheit, das Mesoderm ist wie in den angrenzenden Theilen der Area lucida nur spurweise vorhanden; das Entoderm dagegen besteht aus einer einschichtigen Lage grossblasiger Dottersackepithelien, die mit den gewöhnlichen Inhaltskörpern spärlich versehen sind.

Der grössere der beiden Abschnitte der gesammten Area lucida weicht in seiner vorderen Hälfte von der normalen Form bei einfachem Embryo von $1^1/_2$—2 Tagen wenig und nur insofern ab, dass er etwas asymmetrisch und zugleich auch breiter ist, als er es im Verhältniss zur Gesammtlänge sein sollte. Die Hauptabweichung findet sich an der hinteren Hälfte der Area lucida, welche wie die Figur zeigt, in zwei nach hinten und auswärts divergirende, nicht ganz gleich lange Schenkel ausläuft, während sie bei einer Einfachbildung ein einziges, in der Längsachse der vorderen Hälfte gelegenes zungenförmiges Feld darstellt. Ungefähr in der Fortsetzung der Längsachse der vorderen Hälfte sehen wir jedoch einen bei Rückenansicht nur schwach, bei Bauchansicht oder durchfallen-

Digitized by Google

dem Lichte stark hervortretenden dunklen Streifen (*zw*, gegen jene stumpfe Spitze der Area opaca herablaufen, welcher sich zwischen die divergirenden Schenkel der Area lucida hineinschiebt. An der Area opaca angelangt endet zugleich jener Streifen vollständig.

Der kleinere Abschnitt (*Al'*) der Area lucida, mit der Norm im Wesentlichen zwar übereinstimmend, entfernt sich von ihr theils durch asymmetrische Ausbildung der beiden Seitentheile, theils durch rudimentäre Entwicklung seiner gesammten hinteren Hälfte, so dass der hintere Theil der totalen Embryonalanlage nicht in dem Bereich einer Area lucida liegt, sondern direct in die Area opaca übergeht. Die Längsachse des kleineren Abschnittes (*Al'*) steht zur Längsachse des grösseren Abschnittes (*Al*), d. i. zur Verbindungsachse beider in ihm liegender Embryonen in einem Winkel von ungefähr 115°.

Innerhalb dieser beiden Abschnitte der Area lucida nun, oder, wenn man lieber wollte, innerhalb zweier, in einem Winkel von 115° aneinanderstossender Areae lucidae befindet sich eine Colonie von drei Embryonen, welche in unsrer Figur mit *I*, *II* und *III* bezeichnet sind. Die Embryonen *I* und *II* liegen nahe bei einander, ja hängen an bestimmten Leibestheilen mit einander zusammen. Ihre Achsen sind gleichsinnig gerichtet, so dass Kopf neben Kopf, hinterer Leibestheil neben hinterem Leibestheil liegt, während letztere zugleich nach aussen in nicht vollständig rechtem Winkel divergiren. Die Längsachse des Embryo *III* dagegen steht zur Verbindungsachse der Embryonen *I* und *II* in dem schon genannten Winkel von 115 Graden. Während die Vordertheile der Embryonen *I* und *II* bei äusserer Besichtigung hart neben einander liegen, steht der Vorderkopf des Embryo *III* in ansehnlicher Entfernung von jenen, immerhin aber unzweifelhaft so, dass auch dieser Kopf sich den beiden übrigen Köpfen zuwendet.

Hinsichtlich der genaueren Orientirung über die Einzelnheiten und die Ausdehnung der drei unter sich selbst oder durch die Keimhaut verbundenen embryonalen Leiber ist daran zu erinnern, dass in Figur 1 und 2 Darstellungen bei auffallendem Lichte vorliegen, die sich von der üblichen Darstellungsweise hoffentlich zu ihrem eigenen Vortheil so sehr unterscheiden, dass der erste Anblick selbst manchem Kenner Schwierigkeiten in der Beurtheilung bereiten könnte. Hat man sich aber einmal daran gewöhnt und die Form der Oberfläche des Keimes mit allen ihren Hervorragungen und Vertiefungen zu deuten gesucht, so wird man nicht wohl anstehen, die gewählte Darstellung als die naturgemässere anzuerkennen; denn nur sie ver-

Digitized by Google

mag richtige körperliche Vorstellungen des betreffenden Gegenstandes zu erwecken, nicht aber Transparentbilder.

Als Erhebungen von der übrigen Fläche der Keimhaut markiren sich bei allen 3 Embryonen besonders schön die Ränder ihrer Medullarplatten (*mp*), die man von der Stelle der Bezeichnung an leicht vorwärts bis zum vorderen Kopfende und rückwärts bis zu ihrem allmäligen Auslaufen in die Seitentheile der Primitivstreifen verfolgen kann, soweit letztere eben noch als solche vorhanden sind. Denn der vordere Theil der Primitivstreifen ist, wie sich aus der normalen Entwicklungsgeschichte ergibt, bereits von den zugehörigen Medullarrändern je seitlich umgriffen worden und als Primitivstreifen darum nicht mehr wahrzunehmen.

Man würde sich also irren, wenn man glauben wollte, die in Fig. 1 wahrnehmbaren Primitivstreifen und Primitivrinnen (*pr*) seien die ursprünglichen Primitivstreifen. Sie sind es weder in ihrem vorderen noch in ihrem hinteren Theile. Ihr vorderer Theil ist wie gesagt, von den Medullarrändern bereits umfasst und als solcher darum nicht mehr wahrnehmbar. Ihr hinterer Theil aber ist neu gebildet, ein Product des Keimrings, dem ursprünglichen Primitivstreifen durch allmälige Association beigefügt, wie ich dies Verhältniss bei anderer Gelegenheit ausführlich auseinandergesetzt und abgebildet habe.

Ich nehme an dieser Stelle Gelegenheit, über die Bedeutung des sogenannten »Kopffortsatzes«, der Apophysis cephalica des Primitivstreifens, wie ich ihn nennen will, das Folgende zu bemerken. Die Apophysis cephalica des Primitivstreifens deutet keineswegs, wie man gegenwärtig fast allgemein annimmt, die Gesammtlänge der Kopfanlage an, sondern nur den vorderen Kopfabschnitt bis in die Gegend des Gehörlabyrinthes. Der hinter dem Labyrinthgrübchen gelegene Theil des Kopfes entwickelt sich dagegen aus einem hinter dem Kopffortsatz liegenden Theile des Primitivstreifens selbst und zwar aus einem vorderen, an den Kopffortsatz anstossenden Theile des Primitivstreifens, den ich die pars occipitalis des Primitivstreifens nennen will. Der noch bleibende Rest des ursprünglichen, dem Gebiete der Area lucida angehörigen Primitivstreifens entwickelt in Bezug auf Längenausdehnung weiter nichts als die Oberhalsgegend und ist darum pars supracervicalis zu nennen. Pars occipitalis und supracervicalis gehen ohne bestimmte Grenze in einander über. Aus dem Keimringtheil, d. i. der Pars secundaria des Primitivstreifens geht dagegen der

Digitized by Google

übrige Rumpf hervor, so dass diesem gegenüber der ursprüngliche Primitivstreifen der Area lucida als vordere Embryonalanlage in Anspruch zu nehmen ist. Beide Abschnitte zusammen stellen nunmehr die totale Embryonalanlage dar. Aus der Nichtberücksichtigung des einfachen Umstandes, dass die Erhebung der Medullarränder die Primitivrinne allmälig verwischen müsse, der Keimringtheil des Primitivstreifens aber ein neues Gebilde sei, sind die seltsamen und zahlreichen Hypothesen über das Verhältniss des Primitivstreifens zur Embryonalanlage erwachsen, wie sie widersprechender kaum gedacht werden können. Es gilt also, vorurtheilslos inmitten der herrschenden Verwirrung die Thatsachen zu erblicken und auf Grundlage der letzteren allein das Urtheil zu bilden[1]).

Kehren wir zu unserer Figur zurück, so ist die gegenwärtige vordere Grenze des Primitivstreifens deutlich ausgedrückt durch die jetzige vordere Grenze der Primitivrinne (*pr*), welche rückwärts allmälig flacher wird, und sich verliert, vorwärts dagegen, nach geringer Erhebung des Bodens, in die breite Medullarrinne (*mr*) sich öffnet. Aus dem kurz zuvor Angegebenen erhellt, dass bei fortschreitender Entwicklung die vordere Grenze der Primitivrinne immer weiter rückwärts verschoben worden wäre, indem die Medullarplatte bei der successiven und rückwärts fortschreitenden Erhebung ihrer Ränder das jeweilige vordere Gebiet der Primitivrinne und ebenso des Primitivstreifens überwölbt und verwischt, so dass also die Substanz des Primitivstreifens von vorn her in zunehmendem Grade verkürzt und in die Substanz der Medullarplatte hineingezogen wird.

---

[1]) Die Entwicklungsgeschichte des Primitivstreifens bildet in dem neuen Handbuch der Entwicklungsgeschichte von KÖLLIKER vielleicht den schwächsten Theil des Werkes. Obwohl der berühmte Embryologe in Bezug auf die Gastrula des Hühnchens, welche mit der Primitivstreifbildung innerlich zusammenhängt, seinen früheren nachdrücklich verneinenden Standpunkt vollständig aufgegeben hat und die Gastrula desselben keineswegs mehr höchstens in der Mundbucht des Hühnchens findet, wie früher, so ist er doch von der richtigen Auffassung des Primitivstreifens noch weit entfernt. Doch ist zu hoffen, dass er allmälig auch der Neurula des Hühnchens und mit ihr der wirklichen Primitivstreifbildung Beifall schenken, ja möglicherweise selbst der Fähigkeit des Hühnchens zur Thierstock-Bildung seine gewichtige Anerkennung nicht versagen werde. Aber auch wenn dies nicht der Fall sein sollte, jedenfalls wird die Wahrheit einer Sache ebensowohl von den Anpreisungen als von den Verneinungen jenes Forschers unabhängig sein. — Man vergleiche im Uebrigen über die Entwicklung des Primitivstreifens meine Schrift: Primitivstreifen und Neurula der Wirbelthiere, Leipzig 1877, bei W. ENGELMANN.

Digitized by Google

Die Erhebung der Medullarplatte zeigt bei den drei verschiedenen Embryonen gewisse Verschiedenheiten, wie ein Blick auf die Figur sofort erkennen lässt. Am weitesten fortgeschritten ist sie bei dem Embryo *III*, in dem hier zum grössten Theil nicht mehr die Medullarrinne, sondern die Schlussrinne des Medullarrohrs (*sr*) in grosser Ausdehnung vorliegt. Auch beginnen hier die primären Augenblasen bereits stärker sich hervorzuwölben. Bemerkenswerth sind die bei *I, II* und *III* mehr oder minder stark hervortretenden rankenförmigen Biegungen des Medullarrohrs und der Medullarplatten, die der Norm angehören und schon von PANDER beschrieben worden sind; ausserdem die bei den Embryonen *I* u. *II* vorhandenen grossen Seitenausbiegungen der Längsachsen. Die gebogenen Linien, welche sich in ihnen aussprechen, treten deutlicher hervor bei der Bauchansicht der gesammten Keimhaut und werden daher bei letzterer erörtert werden. Der Kopftheil des Embryo *I* kehrt seine linke Seitenfläche dem Beobachter zu; man erkennt schon an dieser ungewöhnlichen Stellung, dass die grosse Nähelage der Köpfe *I* und *II* Störungen im Gefolge gehabt haben müsse. Letztere werden erst bei Berücksichtigung von Schnitten sicherer zu beurtheilen sein.

Vor den Köpfen der Embryonen *I* und *II* erhebt sich deutlich eine aus dem Grunde aufsteigende, beiden Köpfen gemeinschaftliche bogenförmige Falte, die vordere Amnionfalte (*Af*).

2) Bauchansicht. Taf. XII Fig. 2. $^{19}/_{1}$.

Figur 2 ist in der Weise angelegt, dass sie sich unmittelbar auf Figur 1 verschieben und auflegen lässt, ohne dass eine Umkehrung der Bilder nothwendig wäre. Die Beziehung der zugehörigen Bauch- und Rückentheile insbesondere der Embryonen *I* und *II* ist deshalb leicht ausführbar; man darf sich bei Betrachtung der Fig. 1 nur die Bauchansicht Fig. 2 unterschieben, als würde auch letztere vom Rücken her mit allen ihren Einzelnheiten sichtbar sein.

Ueber die Area lucida ist nichts Neues zu bemerken. Was den Streifen *e* und seine Verbreiterung in die dreieckigen Felder *e'* betrifft, so ist über dessen Beschaffenheit bereits oben das Nöthige angegeben worden.

Als auffälligste Erscheinung machen sich die vorderen Darmpforten der drei Embryonen bemerkbar. Diejenige des Embryo *III* ist normal, sowie auch der übrige Körper desselben, ausgenommen

Digitized by Google

die etwas rudimentäre Ausbildung des hinteren, in den Keimring übergehenden Leibestheiles, normale Beschaffenheit zeigt. Einen sehr breiten Eingang stellt dagegen die vordere Darmpforte (*vd*) der beiden Embryonen *I* u. *II* dar. Dieser Eingang ist auf eine kurze Strecke hin gemeinschaftlich für beide Embryonen, um alsbald in den isolirten Vorderdarm eines jeden Embryo auszulaufen. Die Vorderwand des gemeinschaftlichen Eingangs bildet mit ihrem unteren Rande einen flachen, nicht ganz quer gestellten, weiten Bogen, dessen beide Enden allmälig in die Seitentheile beider Embryonen auslaufen und in denselben sich verlieren. Etwa in der Mitte dieses Bogens ist eine von seiner Hinterwand ausgehende, ventralwärts stark vorspringende Falte (*f*) bemerklich, deren Ursprungstheil von dem Bogen der vorderen Darmpforte etwas überragt wird. Sie läuft in longitudinaler Richtung eine Strecke nach unten und rückwärts, um mehr und mehr sich abflachend zwischen den Seitenzonen der beiden Embryonen sich zu verlieren. Wir werden dieser Falte noch bei der Betrachtung der Schnitte begegnen.

Als sehr deutliche, eigenthümlich gebogene, feine Längsstränge springen die Chorden (*ch*) beider Embryonen vor, die übrigens natürlich vom Darmdrüsenblatt überkleidet zu denken sind. Sie erstrecken sich vorwärts unter die vordere Darmpforte, rückwärts laufen sie in einen breiten Längswulst aus, den man in früherer Zeit für das verbreiterte hintere Ende der Chorda gehalten hatte, während wir in Wirklichkeit an dieser Stelle die ventrale Ansicht des Primitivstreifens dieses Stadiums in seinem Achsentheil vor uns haben.

Die mittleren Theile beider Chorden, soweit letztere eben sichtbar, sind beträchtlich lateralwärts ausgebogen, so dass obere und untere Enden convergiren. Die unteren, in die Primitivstreifen auslaufenden Enden divergiren alsdann mit jenen selbst in dem schon früher angegebenen Maasse und in mehr geradliniger Richtung.

Zu beiden Seiten der Chorden treten Urwirbel hervor, deren je etwa 12 bei den Embryonen *I* und *II* gezählt werden können. In der Gegend der vorderen Darmpforte werden sie undeutlich und hören ebenso mit dem Uebergange auf den Primitivstreifen auf. Am Embryo *III* sind jederseits 10 Urwirbel zu zählen.

Der von der vorderen Darmpforte vorwärts sich erstreckende quer gelagerte Wulst (*kw*) ist wesentlich bewirkt durch die Gegenwart der Vorderköpfe beider Embryonen, die sich hinter der Kopfscheide verbergen. Die obere Grenze dieses Wulstes ist durch eine nach oben convex gekrümmte Linie angezeigt, deren Seitentheile

Digitized by Google

allmälig in die Keimhaut auslaufen. Der zwischen den hinteren Leibestheilen der Embryonen *I* und *II* in Längsrichtung verlaufende Wulst (*zw*), auf welchen schon oben Rücksicht genommen wurde, beginnt aus der Fläche der Keimhaut ventralwärts hervorzutreten in der Gegend der unteren Convexität beider Chorden, im Bereich der Seitenplatten beider Embryonen. Er verliert sich breiter werdend in der Area opaca, ohne etwa deren Structur zu zeigen.

Der Embryo *III* lässt bei durchfallendem Lichte und nach geschehener Aufhellung die ersten Stadien normaler Herzentwicklung erkennen; letztere ist bei den Embryonen *I* u. *II* nicht vorhanden, wie sich aus der Betrachtung der Schnitte ergeben wird.

3) Untersuchung der Schnitte.

Nachdem die beschriebenen Flächenbilder aufgenommen worden waren, erregte es fast mein Bedauern, ein so seltenes Object für eingehendere Untersuchung zu zerlegen und den Zusammenhang der Theile zu opfern. Der in der Folge erhaltene Einblick in mehrere aus dem Flächenbild nicht unmittelbar hervorgehende und dunkel gebliebene Verhältnisse liess mich indessen die geschehene Zerlegung nicht bereuen. Insbesondere sind es die Embryonen *I* und *II*, über deren Zusammenhang genauer Aufschluss wünschenswerth war und erhalten wurde. Von der sie tragenden Keimscheibenstrecke besitze ich eine intacte Serie von gegen 100 Querschnitten. Auch der Embryo *III* zeigt auf Schnitten einiges Bemerkenswerthe, doch tritt es hinter die Eigenthümlichkeiten der beiden andern Embryonen weit zurück. Schon ein Blick auf die in Tafel XIII abgebildeten Präparate ergibt genügende Anregung für die Beurtheilung des Zusammenhanges und der Entwicklungsweise der vorliegenden Mehrfachbildung.

Nur die wichtigsten Schnitte der Embryonen *I* und *II* finden sich daselbst bei 60facher Vergrösserung abgebildet. Wer die Einfachbildungen genauer kennt, wird keine Schwierigkeiten darin finden, aus den vorliegenden die nichtgezeichneten Schnitte in Gedanken zu ergänzen. Um die einzelnen Schnitte auf Figur 1 Taf. XII beziehen zu können, sind an der linken Seite der letztern die Nummern der Querschnitte 5—9 (s. d. Figur) nach Ort und Richtung möglichst genau angegeben worden. Um die Betheiligung der verschiedenen Keimblätter auffallend hervortreten und die Gesammtheit der einzelnen Blätter bestimmt überblicken zu lassen, genügte es, die natürlichen Verhältnisse genau wiederzugeben.

Digitized by Google

Tafel XIII Fig. 5. Querschnitt durch die vordere Kopfgegend der Embryonen *I* und *II*, in der Höhe der Linie 5 auf Fig. 1. $^{60}/_{1}$.

Die Zahlen *I* und *II* des Querschnittes zeigen, wie auch in den folgenden Figuren, auf die beiden Embryonen hin, welchen die Medullarröhren *I* und *II* angehören.

Das Medullarrohr (*mr*) des Embryo *I* ist sowohl von demjenigen des Embryo *II*, als beide von dem eines normalen Embryo etwas unterschieden; und zwar theils durch die geneigte Lage der Medullarebene, die nicht mit der Medianebene des Embryo zusammenfällt, theils durch die besonderen Krümmungen der Wände der Medullarröhren. Beide Abweichungen sind zu beziehen auf Störungen, welche in Folge der grossen Nähelage beider Medullarröhren deren Wachsthum und Entfaltung erlitten hat.

Verfolgen wir die einander zugekehrten (medialen) Wände beider noch offener Medullarröhren in ihren Fortsetzungen zum Hornblatt, so gerathen wir in eine enge, tiefe Schlucht (*r'*) zwischen beiden Hornblättern, die auf ihrem geschlossenen Grunde in zwei kurze entgegengesetzt gerichtete Rinnen ausläuft. Die Hornblätter beider Embryonen gehen in leicht ersichtlicher Weise im Grunde der genannten Schlucht unmittelbar in einander über. Die eine Rinne, auf welche der Buchstabe *r'* zunächst hinweist, sieht einer anderen, demselben Embryo angehörigen, aber entgegengesetzt gerichteten Rinne *r*, welche von der erstgenannten nur durch eine kurze Substanzbrücke getrennt ist, ähnlich. Was dagegen den Embryo *II* betrifft, so finden sich die correspondirenden Rinnen bei *r''* und dem Zeichen * der Einsenkung *r'*. Diese beiden sind durch einen beträchtlichen Zwischenraum von einander getrennt. Die genannten Rinnen stellen die Seitenrinnen beider Embryonen dar, vermittelst welcher die Seitenzonen der Embryonen von den Amnionzonen sich abgrenzen. Sie zeigen ein verschiedenes Verhalten, wenn wir Querschnitte in das Auge fassen, welche aus weiter vorn gelegenem Gebiet stammen. Wir sehen alsdann die Rinne *r* zusammenfliessen mit der Rinne *r'*, so dass alsdann der Kopf des Embryo *I* von seiner Unterlage abgelöst ist und völlig frei auf derselben ruht. Auch die Rinnen * und *r''* nähern sich zunehmend, je weiter vorn gelegene Schnitte wir in das Auge fassen, um schliesslich gleichfalls zusammenzufliessen, und dadurch ein freies vorderes Kopfende zur Erscheinung gelangen zu lassen.

Rechterseits bei *hf* bemerken wir eine leichte Erhebung des

Digitized by Google

Hornblattes und der zugehörigen Hautfaserplatte, der ersten Andeutung einer seitlichen Amnionfalte.

Beide Embryonen zeigen einen deutlichen Vorderdarm (*vd*), der zwar die normale Beschaffenheit des Epithels erkennen lässt, im Uebrigen aber stark asymmetrisch gelagert ist; es sind die äusseren Seitentheile des Vorderdarmes bei weitem ausgedehnter als die inneren.

Auf dem Boden der Figur treffen wir das Darmdrüsenblatt noch einmal und zwar bildet es in langer und ununterbrochener Linie die ventrale Begrenzung beider Köpfe. Es besteht hier aus denselben Quader- und Cylinderzellen, welche die ventrale Wand der beiden Vorderdärme auszeichnen. Weiter seitlich finden wir Plattenepithel, welches mit zunehmender Erhebung endlich in den mehrfach geschichteten Randwulst des Entoderm (*rw*) übergeht.

Die Chorda (*ch*) ist bei beiden Embryonen gut entwickelt. Was die eigentlichen Mesodermelemente betrifft, so ist rechterseits bei dem Embryo *II* die Brusthöhle (*bh*) bereits kenntlich, dorsalwärts vom Hautfaserblatt, ventralwärts vom Darmfaserblatt begrenzt. Linkerseits findet sich nur die schwache Andeutung einer Spaltung. Beim Embryo *I* finden wir dieselbe erst an den folgenden weiter hinten gelegenen Schnitten. Die übrige Anordnung des Mesoderm ergibt sich leicht aus der Betrachtung der Figur selbst.

Fig. 6. Querschnitt aus der Höhe der Linie 6 in Fig. 1.

Fig. 6, obwohl in geringer Entfernung von Fig. 5 gelegen, zeigt dennoch beträchtliche Unterschiede. Wir erkennen zunächst wiederum die beiden offenen Medullarröhren. Ihre eigenthümliche Verbiegung ist immer noch in gewissem Grade vorhanden. Man vergleiche zum Unterschiede der Kürze wegen die Fig. 81 in Köllikers Handbuch der Entwicklungsgeschichte (2. Auflage), sowie man auch zum Unterschied von unsrer Figur 5 etwa Köllikers Figur 78, von einem Embryo von 28 Stunden vergleichen wolle.

Das zwischen den beiden medialen Medullarrändern gelegene verbindende Stück des Ectoderm, welches die Stamm- und Seitenzone des Hornblattes darstellt, ist ausserordentlich kurz geworden. Es schliesst eine Rinne (*s*) ein, welche der Rinne *r'* Fig. 5 entspricht. Der Vorderdarm hat sich hier bereits nach aussen geöffnet. Man bemerkt bei *df* die beiden seitlichen Ecken, welche die Oeffnung der vorderen Darmpforte seitlich begrenzen. Ebendaselbst zeigen sich an der Gestalt der Darmfaserplatten (bes. deutlich bei Embryo *I*) die ersten

Digitized by Google

Anlagen zur Entwicklung einer Herzhälfte. Von der Entwicklung der dazu gehörigen inneren Herzhälften findet sich jedoch weder hier, noch an unmittelbar vorhergehenden Schnitten eine Spur. Wo diese sich finden sollten, begegnen wir vielmehr jener gemeinschaftlichen Falte (*f*), die schon auf dem ventralen Flächenbilde aufgefallen war. Sie liegt der Furche (*s*) unmittelbar gegenüber, ist ventralwärts vom Darmdrüsenblatt überkleidet und schliesst lockere, mesodermale Zellennetze ein, welche spurweise noch eine obere und untere Lage erkennen lassen. Das überkleidende Darmdrüsenblatt zieht sich jederseits in eine enge, dorsalwärts dringende Bucht hinauf, welche je mit der gegenüberliegenden seitlichen Darmbucht correspondirt.

Man kann hier die Frage in Erwägung ziehen, ob es im vorliegenden Falle überhaupt zur Ausbildung eines Herzens, und wenn wirklich, zu welcher Form des Herzens gekommen wäre, wenn die Entwicklung hätte weiter fortschreiten können. Setzen wir letzteren Fall voraus, so ist zweierlei möglich. Entweder mussten die beiden lateralen Hälften (*df*) mit Ueberspringung der Falte (*df*) einander entgegenwachsen und sich verbinden zur Herstellung eines der Norm sich nähernden Herzschlauches; oder jede Hälfte entwickelte sich isolirt weiter zur Ausbildung eines halben Herzschlauches. Das Letztere ist das Wahrscheinlichere und sind solche Herzen auf früher Entwicklungsstufe bereits beschrieben worden[1]). Jede sogenannte Herzplatte rollte sich hier zu einem geschlossenen Schlauche ein.

Fig. 7. Querschnitt aus der Höhe der Linie 7 in Fig. 1.

Die beiden Medullarröhren erscheinen hier weit geöffnet. Die medialen Ränder (*r*) beider Medullarplatten sind nur schwach aufgerichtet und fassen ein fast quer ausgespanntes kurzes Stück Hornblatt zwischen sich. Das mittlere Keimblatt zeigt sehr schöne Gliederung in die jedem Embryo zukommenden Urwirbel (*uw*) und deren Fortsetzung, in die Haut- und Darmfaserplatte. Zwischen dem letzteren und dem Darmdrüsenblatte zeigen sich dem Gefässblatte zugehörige Zellengruppen, die zum Theil mit dem Darmfaserblatte innig zusammenhängen. Die zwischen den medialen Urwirbeln gelegenen Haut- und Darmfaserplatten beider Seiten gehen ohne Unterbrechung in einander über und sind auch unter sich selbst nur wenig differenzirt.

---

[1]) S. Virchow's Archiv Bd. 71 Tafel VIII, Fig. 34—39.

Digitized by Google

Fig. 8. Querschnitt aus der Höhe der Linie 8 in Fig. 1.

Diese Figur stammt aus der Gegend der grössten Nähelage der beiden embryonalen Leiber. Embryo *I* zeigt die Medullarplatte gerade im Beginn der Erhebung ihrer Seitenränder, während bei Embryo *II* schon die Primitivrinne (*pr*) vorliegt. Bei Embryo *I* ist die Chorda deutlich ausgebildet. Am bemerkenswerthesten ist das Verhalten des Zwischenwulstes (*zw*) zwischen den Hinterleibern beider Embryonen, den wir schon auf dem Flächenbilde (Fig. 2 *zw*) kennen gelernt haben. Es ist dieser Wulst, über dessen Bedeutung man diese oder jene Vermuthung haben könnte und der jedenfalls als ein sehr sonderbares Gebilde auffiel, demnach nichts Anderes als eine verdickte Stelle des Mesoderm und zunächst der tieferen Lage des Mesoderm, von dessen zelligen Elementen er sich in nichts unterscheidet. Er ist wahrscheinlich hervorgegangen aus dem Andrängen der mesodermalen Zellenmassen in der Richtung von *I* zu *II* und von *II* zu *I*. Genau dieselbe Erscheinung zeigt sich auf dem von F. Ahlfeld[1]) gegebenen Flächenbilde einer Doppelbildung des Hühnchens und darf man sie darum wohl ebenso als verdickten mesodermalen Strang auffassen. In viel grösserer Stärke und zugleich in grösserer Entfernung von Embryo *I* zeigt sich der genannte Wulst in

Fig. 9, aus der Höhe der Linie 9 in Fig. 1.

Die embryonalen Leiber divergiren hier, wie die Lage der Rinnen *I* u. *II* beweist, bereits sehr beträchtlich. Auf noch weiter rückwärts gelegenen Schnitten sieht man den Zwischenwulst ohne Unterbrechung in das Mesoderm der Area opaca sich fortsetzen und daselbst sich verlieren.

4) Beurtheilung.

Die Beurtheilung des im Vorausgehenden angegebenen Thatbestandes hat an mehrere Punkte anzuknüpfen, mit welchen zu gleicher Zeit die wesentlichen Verhältnisse der Mehrfachbildungen aller Wirbelthiere zur Erwägung gelangen. Es liegt am nächsten, einen Blick auf das endliche Ziel der vorliegenden Mehrfachbildung zu werfen.

Die Embryonen *I* und *II* der Dreifachbildung stellen für sich

---

[1]) Ahlfeld, im Archiv für Gynaekologie, Bd. IX.

Digitized by Google

allein betrachtet eine Doppelbildung vor, welche dadurch charakterisirt ist, dass die Vorderköpfe und hinteren Leibestheile der beiden Componenten frei und unverschmolzen sind, während die mittleren Leibestheile in weiter Ausdehnung durch ihre Seitenzonen miteinander zusammenhängen. Es ist im Ganzen die Figur eines)(, dessen untere Schenkel weiter sich öffnen und stärker divergiren als die vorderen.

So verhält es sich auf der gegenwärtigen Entwicklungsstufe. Wenn es aber nicht zweifelhaft sein kann, dass die beiden Vorderköpfe in Folge des gegenseitigen Druckes, welchen sie aufeinander ausüben, schon jetzt Störungen hinsichtlich der Stellung und Krümmung der Medullarröhren zeigen, so darf man von der ferneren Druckwirkung noch weitergehende Störungen erwarten. Wichtiger noch für den späteren Entwicklungsablauf als jene Druckwirkung erscheint der schon jetzt und noch weit mehr in der Folge hervortretende Defect der Herzentwicklung und fällt hauptsächlich diesem Mangel die Entscheidung des wesentlichen Schicksals der Doppelbildung zu, während der bestehende Zusammenhang der Seitenzonen sich in gewöhnlicher Weise geltend machen wird.

Die genannten beiden Embryonen sind jedoch nicht die sämmtlichen Theile der Mehrfachbildung. Der Embryo *III*, welcher im gegenwärtigen Stadium, während des Ringens der Embryonen *I* und *II* um ihre Existenz in gemessener Entfernung steht und scheinbar unbetheiligt das Interesse noch kaum in Anspruch zu nehmen vermag, wird aus dieser unbetheiligten Rolle mit weiterem Wachsthum, in welchem er gänzlich unbehindert ist, bald und immer stärker hervortreten. Sein Gefässsystem insbesondere, im peripherischen Gebiet mit dem der Embryonen *I* und *II* schon der ersten Anlage nach nothwendig in unmittelbarer Verbindung, wird sehr bald dazu gelangen müssen, die Circulation der beiden anderen Embryonen zu überwältigen, in der Weise, dass der Blutkreislauf der letzteren von dem Herzen des Embryo *III* übernommen und geleistet wird: dann hätten wir die frühe Stufe eines doppelten sogenannten Acardiacus (Acephalus) vor uns. Die Amnionbildung des Embryo *III* kann ungehindert stattfinden, die beiden anderen Embryonen werden ausserhalb jenes Amnion liegen, während sie für sich selbst Spuren eines ihnen gemeinschaftlichen Amnion entwickeln werden, ja bereits entwickelt haben. Die Embryonen *I* und *II* werden jedoch (im Falle ihrer unvollständigen weiteren Ausbildung) schliesslich nicht an der serösen Hülle verbleiben, sondern in Folge ihrer gleichzei-

Digitized by Google

tigen Verknüpfung mit dem allen dreien gemeinschaftlichen Dottersacke, einhergehend mit der allmäligen Resorption des Inhaltes des letzteren und seiner schliesslichen Aufnahme in die Bauchhöhle des Embryo *III* entweder mit in dessen Bauchhöhle gelangen und einen sogenannten Foetus in foetu zur Erscheinung bringen oder als Omphalositen (Parasiten) in der Nabelgegend des Embryo *III* liegen bleiben.

Nicht in allen Fällen von Mehrfachbildung jedoch liegen die Verhältnisse der Lebensfähigkeit der einzelnen Componenten so ungünstig wie im vorliegenden, weder bei den Vögeln, noch den Haien, Knochenfischen, Reptilien, und insbesondere den Säugethieren. Bezüglich der letzteren wurde schon Eingangs die Angabe gemacht, dass die einzelnen Componenten nicht allein vollständig ausgebildet werden, sondern auch völlig von einander gelöst werden können. Die Lösung geschieht in der Weise, dass die nur vermittelst der Adnexa des Eies bestehende Verbindung auf natürlichem Wege zerreisst, worauf die einzelnen Componenten, Einfachbildungen gleich, ein freies, von einander gänzlich unabhängiges Leben führen. Es sind dies die monochorialen Zwillinge oder Drillinge, die auch bei dem Menschen bekanntlich vorkommen. Wir haben nun in ihnen den Fall vollständiger Theilung eines ursprünglich eine zusammenhängende Masse bildenden Keimes vor uns. Die monochorialen Zwillinge aber sind echte Mehrfachbildungen. Von ihnen aus, als ihrem höchsten Grade, erstreckt sich jene Reihe niederer Grade, aber stärkeren Zusammenhangs abwärts, die als Monstra bekannt, von den monochorialen Zwillingen aber nur durch das Betroffensein anderer embryonaler Zonen derselben Keimhaut unterschieden sind, während principielle Differenzen nicht bestehen. Auch in den Graden stärkeren Zusammenhanges erleidet bekanntlich die Lebensfähigkeit nicht nothwendig eine Gefährdung; in andern Fällen aber stellen Mehrfachbildungen nur kurzlebige Verbindungen dar. Doch es ist am Platze, über diesen weitläufigen Gegenstand hier nur die allgemeinste Zusammenfassung vorzulegen, da ich hierüber schon an anderem Orte ausführlich berichtet habe[1].

Ein zweiter, der Beurtheilung zu unterwerfende Punkt betrifft die Achsenstellung der einzelnen Componenten unsrer Dreifachbildung. In unsrem Falle haben wir im Allgemeinen eine radiäre

[1] Virchow's Archiv Bd. 74: Die Theorien der exc. Monstra, Abschnitt »Das Störungsfeld«.

Digitized by Google

oder, wenn man lieber will, da die Componenten auf einer Kugeloberfläche vertheilt sind, meridianale Einstellung der Achsen um ein gemeinschaftliches Centrum vor uns, welches zwischen den Köpfen der Embryonen, oder besser im Blastostom (Dotterloch, Urmund) gelegen ist. Was im Besonderen die Embryonen *I* und *II* betrifft, so wurde schon oben die gegenseitige Lage ihrer Achsen besprochen, die sich ihre Convexitäten einander zukehren. Die Entwicklung einer solchen Achsenkrümmung ist aber eine sehr complicirte Erscheinung, ihr Vorhandensein ist, anknüpfend an die successive Entwicklung des Primitivstreifens, jedenfalls kein primäres. Was weiterhin die zu vermuthende primäre Achsenstellung betrifft, so verweise ich auf Fig. 4 Taf. XII, welche eine Dreifachbildung auf dem Stadium der vorderen Embryonalanlage in Rückenansicht zeigt. In welcher Weise aus der Achsenstellung zweier der Componenten eine den Embryonen *I* und *II* unsrer Dreifachbildung entsprechende hervorgehen könne, habe ich in meiner früher genannten Abhandlung auseinanderzusetzen gesucht. Doch bedarf es in dieser Beziehung noch fernerer positiver Erfahrungen. Das Schema Fig. 4 zeigt ferner nur eine einzige Area lucida. In unsrem Falle von Dreifachbildung sehen wir dagegen vielleicht zwei Areae lucidae, die, wenn auch durch einen schmalen, aber durch den Besitz von Dottersackepithel ausgezeichneten Keimhautstreifen von einander geschieden sind. Die Einstellung der Achsen freilich ist davon unberührt. Ist jenes Dottersackepithel, welches dem Streifen den Charakter der Area opaca verleihen müsste, vielleicht nur secundär aus dem gewöhnlichen Epithel der früher einheitlichen Area lucida herausgebildet worden? Dies ist nicht wahrscheinlich. Um aber die Gegenwart jenes Streifens zu verstehen, muss man sich erinnern, in welcher Weise es überhaupt zur Bildung einer Area lucida und einer Area opaca (eines Keimrings) aus dem Keime kommt. Bei der allmäligen Hervorbildung eines dünnen Mittelfeldes (d. i. der Area lucida) ist wohl in unsrem Falle ein Streifen dickeren Entoderms gleich anfangs da verblieben, wo er sich jetzt befindet und hat hierdurch eine unterbrochene Area lucida hervorgebracht. Eine eingehende Untersuchung der verschiedenen Achsenstellungen der Mehrfachbildungen der Wirbelthiere kann aus dem vorher angegebenen Grunde hier unterlassen werden.

Ein dritter in das Auge zu fassende Punkt endlich bezieht sich auf die Frage, ob die vorliegende Dreifachbildung und überhaupt die Mehrfachbildungen nicht etwa durch Theilung eines einzigen,

Digitized by Google

sondern durch Verwachsung mehrerer Keime entstehen. Das bis jetzt bekannte Beobachtungsmaterial gestattet nun keinen Zweifel, dass der Entstehungsmodus wenn nicht ausschliesslich, so doch in solch überwiegender Mehrzahl auf Theilung beruhe, dass das Zusammenfliessen zweier Wirbelthier-Keime als die seltenste Ausnahme erscheinen würde, wenn anders die Beobachtung zweier Keimscheiben auf Einem Dotter als eine gesicherte betrachtet werden darf. Zwar glaubt Dareste beim Huhn einen solchen Fall beobachtet zu haben; auf ihre mikroskopische Beschaffenheit sind die angeblichen beiden Keimscheiben jedoch nicht untersucht worden. Dieser Umstand fällt in das Gewicht, weil keimscheibenähnliche Flecke auf der Dotterkugel des Hühnchens hier und da vorkommen. Die Angabe, dass Verwachsung mehrerer Keime die Ursache der Mehrfachbildungen sei, beruht jedoch zumeist nur auf dem unrichtigen Schlusse, dass eben eine bestimmte, mehrere Embryonen tragende Keimscheibe aus der Verwachsung mehrerer hervorgegangen sein müsse.

Auch unser neuer Fall ist entschieden aus Theilung und zwar aus unvollständiger Theilung des Keimscheibengebietes in mehrere, hier in drei Bezirke hervorgegangen. Dass in Wirklichkeit eine, natürlich aus inneren Gründen hervorgegangene Divisio radialis vorliegt, ergibt sich leicht, wenn wir in unserem Schema Fig. 4 die zwischen den einzelnen Componenten gelegenen Theilungslinien ziehen. Gerade unser Fall beleuchtet aber weiterhin die Ursache, aus der man irrthümlich eine vorausgegangene Verwachsung erschliessen zu sollen glaubte. Den Streifen (*e*) der Fig. 1 und 2, der zwischen den beiden Gebieten der Area lucida liegt, hat man nämlich schon öfter gesehen und man hat geglaubt ihn ohne nähere Untersuchung als den Ausdruck einer Naht zwischen zwei Keimscheiben auffassen zu müssen. Die mikroskopische Beschaffenheit und wirkliche Bedeutung jenes Streifens ist aber bereits oben geschildert worden und kann hiernach von einer Naht in solchen Fällen nicht ferner die Rede sein.

Welches aber ist, wenn Theilung die Ursache der Mehrfachbildungen, das Thier, welches durch (zunächst unvollständige) Theilung sich in mehrere mit einander im Zusammenhang bleibende oder endlich sich lösende Wesen derselben Art zerlegt? Dieses Thier ist bei den Wirbelthieren der Keim, das Wirbelthier in seinem frühesten Stadium. Es muss bei diesen wie bei anderen hoch organisirten Wesen die Theilung an die frühesten Stadien anknüpfen, wenn sie über-

Digitized by Google

haupt möglich sein soll. Sichtbar für die Beobachtung wird bei unseren gegenwärtigen Hülfsmitteln diese Theilung des Keimgebietes der Wirbelthiere in mehrere Bezirke freilich erst in der Zeit des ersten Hervortretens der vorderen Embryonalanlagen, verhältnissmässig also erst spät. Doch muss nothwendigerweise schon eine geänderte Furchung, der Ausdruck eines mehrfachen Kräfteplans des Keimes das Auftreten mehrfacher vorderer Embryonalanlagen veranlassen. Wir gelangen aber hiermit in weiterer unumgänglicher Folge unmittelbar an die Zeit der Befruchtung oder selbst an die ihr vorausgehende ovariale Entwicklungsperiode der Eier. Die Stockbildung der Wirbelthiere durch Theilung knüpft also hier an die geschlechtliche Zeugung[1]) oder selbst die ihr vorausgehende ovariale Periode an, obwohl die wirkliche Gegenwart einer Mehrfachbildung erst sehr viel später von unseren Sinnen wahrgenommen werden kann. Aber liegt denn nicht auch schon im Ei eines Echinoderms, um ein einfaches Beispiel zu gebrauchen und ohne sonstige Beziehungen damit ausdrücken zu wollen, die Disposition zur späteren Theilung?

Stockbildung durch Knospung, bekanntlich die häufigste Form bei den Wirbellosen, liegt dem Wirbelthierreiche und selbst den höheren Wirbellosen fern; sie wären auch der ungünstigste Boden für Knospung. Was Wirbellose betrifft, ist aber hinzuzufügen, dass echte Doppelbildung bei Limax (Gegenbaur), und bei Astacus fluviatilis (Reichert) wahrgenommen worden ist, die ich ebenfalls als durch Theilung hervorgegangene Thierstöcke halten muss. Ueber jenen Fall äussert sich Gegenbaur in folgender Weise: »Beim Durchmustern meiner Limax-Eier fand ich eines Tages in einem, bei dem die Furchung vollendet und die Entwicklung des Embryo eben begonnen hatte, den letzten von der Gestalt einer 8 mit zwei ganz getrennten Dottermassen im Innern und wie mit einer Anlage zu zwei Leibern. Ich vermuthete gleich ein Monstrum duplex und pflegte das betreffende Ei sorgfältig, um zu sehen, was daraus werden würde. Nach einigen Tagen waren alle Leibestheile vollkommen deutlich und ergab sich, dass zwei vollständige Embryonen mit dem Nacken und den vorderen Theilen der Dottersäcke untereinan-

[1]) Das Hervorgehen von Mehrfachbildungen aus Eiern mit einfachem Keimbläschen hat schon Lereboullet (Annales des sc. nat. IV. Série, Zoologie, 1863) hervorgehoben. Ob das Eindringen zweier Spermatozoen in ein Ei Doppelbildungen veranlassen könne, wie Fol vermuthet (Arch. de Genève, 1877), darüber sind positive Erfahrungen abzuwarten.

Digitized by Google

der verschmolzen waren. Die einander zugewendeten Köpfe der Embryonen waren getrennt und liefen symmetrisch nach entgegengesetzten Seiten in den Leib und in die Schwanzblase aus. Mantel- und Schalenanlagen sowie die Dottermassen selbst waren getrennt. Im Verlaufe der Entwicklung kamen jedoch die Dottermassen bis zur Berührung zusammen und in einem ferneren Stadium schien es, als ob der eine etwas grössere Embryo den Dotter des kleinen ganz an sich ziehen wollte, doch ermannte sich der letztere wieder, so dass beide ungefähr zu gleicher Zeit ihre Reife erlangten. Ich brachte dieselben bis zum Auskriechen, vermochte aber nicht sie länger am Leben zu erhalten, so wenig als andere ausgekrochene Limaces«[1].

Ueber den Doppelembryo des Flusskrebses, der sich auf einem und demselben Dotter befand, ist folgende Notiz bekannt: »Die Embryonen befinden sich hier einer hinter dem andern im Durchmesser des Eichens, so zwar, dass sie das Schwanzende einander entgegenkehren und durch einen kleinen Zwischenraum getrennt sind. Die Ausbildung beider, sich vollkommen gleichenden Embryonen war bis zur Anlegung der Maxillen vorgeschritten. Mund- und Afteröffnung sind angedeutet«[2].

Stockbildung also selbst bei den Arthropoden! Denn wenn man unter Stock oder Cormus diejenige Formeneinheit verstehen muss, welche aus einer Mehrheit von Personen zusammengesetzt ist, was hindert, die genannten Mehrfachbildungen nicht allein der Arthropoden, sondern auch der Mollusken und Vertebraten als Thierstöcke zu betrachten? Alles vereinigt sich vielmehr, sie mit Entschiedenheit in jene normale Kategorie treten zu lassen.

Man könnte zweifeln, ob mit der Bezeichnung der Mehrfachbildungen als Thierstöcke etwas Wesentliches gewonnen werde. Dennoch scheinen mir mit dieser Auffassung die Mehrfachbildungen das ihnen bisher anhaftende Fremdartige zu verlieren. Auch das Ei hatte man erst richtiger aufgefasst, als man wahrnahm, dass es eine Zelle sei. Der Name enthält in diesem Falle eine Definition.

Es erfährt aber ausserdem durch diese veränderte Anschauung nicht allein das System der Thierstöcke eine ebenso unerwartete als ausgedehnte Erweiterung, indem Stockbildung nicht blos, wie man glaubte, bei Coelenteraten u. s. w. vorkommt, sondern selbst dem

---

[1] Verhandlungen der physikalisch-medic. Ges. in Würzburg, Bd. II, 1852; pag. 166. — Zeitschrift für Zoologie, Bd. III.

[2] Froriebs Notizen, Bd. XXIII, 1842. pag. 10.

Digitized by Google

Stamm der Vertebraten nicht fehlt, wo sie am wenigsten gesucht worden ist; so dass sie wahrscheinlich bei allen Thierstämmen sich vorfindet[1]. Andrerseits erfährt der Begriff der bisher nur in solitären Formen lebend gedachten Abtheilungen des Thierreichs eine Alienation dahin, dass sie sowohl solitär als auch in Colonien auftretend zu denken sind. Man wird sich mit Vorsicht wappnen, dasselbe Princip sofort auch auf den Menschen zu übertragen; nichtsdestoweniger wird man die stärkeren Gründe auf seiner Seite haben, wenn man behauptet, dass auch er nicht blos in solitären Formen zur Entwicklung komme, sondern auch in Anthropocormen zur Erscheinung gelangen könne, mit der Möglichkeit der Lösung der einzelnen immer unisexuellen Componenten.

Friedenheim, im August 1878.

Erklärung der Abbildungen.

Tafel XII.

Dreifachbildung vom Hühnchen. Fig. 1 und 2, Prismazeichnungen bei auffallendem Lichte, $^{10}/_{1}$.

Fig. 1. Rückenansicht; die Zahlen 5, 6, 7, 8 und 9 beziehen sich auf die Querschnitte der Tafel XIII.

Fig. 2. Bauchansicht.

I, II, III die einzelnen Componenten der Dreifachbildung.

Ao Area opaca.

Al u. *Al'* Area lucida.

Af vordere Amnionfalte.

ch Chorda dorsalis.

e durch Dottersackepithel hervorgebrachter Streifen, der gegen

e' jederseits in ein dreieckiges Feld ähnlicher Beschaffenheit ausläuft.

f ventrale Falte zwischen den Embryonen *I* u. *II*.

Kw von der Kopfscheide bedeckter Kopfwulst der Embryonen *I* u. *II*.

mp die Ränder der Medullarplatte.

---

[1] Was Mehrfachbildungen bei Würmern betrifft, so erschien kürzlich eine Abhandlung von KLEINENBERG über Lumbricus rubellus, über die ich indessen, obwohl sie Zustimmendes enthält, doch erst bei andrer Gelegenheit werde referiren können.

Digitized by Google

mr Medullarrinne.
pr Primitivrinne.
s mediale Seitenzone der Embryonen *I* u. *II*.
sr Schlussrinne des Medullarrohres.
uw Urwirbel.
vd Eingang in die vordere Darmpforte der Embryonen.
zw Zwischenwulst.

Fig. 3. Dieselbe Dreifachbildung mit dem Gefässhof. $^4/_1$.
Ao Area opaca.
St Sinus terminalis.

Fig. 4. Schema einer Dreifachbildung im Stadium der vorderen Embryonalanlagen, in Rückenansicht.
I, II, III Die einzelnen Componenten.
Al Area lucida.
Kr Keimring (Area opaca).

Tafel XIII.

Querschnitte durch die Embryonen *I* u. *II* der Dreifachbildung. Prismenzeichnungen. $^{60}/_1$.

Die Nummern der einzelnen Figuren (5—9) beziehen sich auf dieselben Zahlen in Fig. 1 Taf. XII, wo sie die Höhen bezeichnen, aus welchen die Schnitte stammen.

I, II, III Die einzelnen Componenten.
bh Brusthöhle.
ch Chorda dorsalis.
df Darmfaserplatte.
ec Ectoderm.
en Entoderm.
f Falte der Keimhaut zwischen den Medullarröhren der Embryonen.
gf Gefässanlagen.
hb Hornblatt.
hf Hautfaserplatte.
m Mesoderm.
mr Medullarrohr.
pr Primitivrinne.
r, r', r'' u. * Seitenrinnen (Amnionrinnen) der Embryonen.
rw Randwulst des Entoderm.
s Rinne zwischen den Medullarröhren.
uw Urwirbel.
vd Vorderdarm.
zw Zwischenwulst.

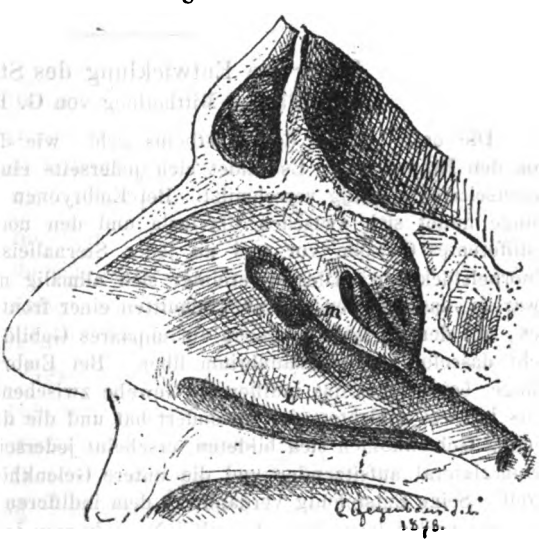
Digitized by Google

Kleinere Mittheilungen.

Ein Fall von mangelhafter Ausbildung der Nasenmuscheln, mitgetheilt von C. GEGENBAUR.

Mit 1 Holzschnitt.

Viele Eigenthümlichkeiten der Wandungen der Nasenhöhle sind in Bezug auf das Schwanken der Formbefunde bekannt, welches sich in individuellen Zuständen kund gibt. Die Stellung der Nasenscheidewand, die Ausdehnung der Muscheln, das Vorkommen einer Santorin'schen Muschel, endlich die Communicationen der Nebenhöhlen der Nase stellen solche, manchen individuellen Verschiedenheiten unterworfene Verhältnisse dar. Die Variationen in der Ausbildung der Muscheln zeigen an einem Endpunkte eine geringe Ausbildung, einen Defect der Entwicklung. Von diesem Zustande ist mir ein Fall bekannt geworden, dessen ich hier mit einigen Worten gedenken will, da er wohl zu den seltneren Vorkommnissen gehört. Er betrifft die Nasenhöhle eines Mannes aus den mittleren Lebensjahren. Während die Nasenscheidewand ausser einer leichten Abweichung nach links nichts beachtenswerthes darbot, zeigten die lateralen Wände der beiderseitigen Nasenhöhlen ein höchst auffallendes Bild. Alle drei Muscheln waren geringer als normal entfaltet, und liessen dem zufolge die sonst von ihnen verdeckten Eingänge in die lateralen Nebenhöhlen der Nase offen zu Tage liegen. Der nebenstehende Holzschnitt gibt von diesem Befunde einige Vorstellung. Die untere Muschel war nur vorn in annähernd normaler Breite, nach hinten lief sie, schon bevor sie in den Bereich des Palatinum gelangte, stark verschmälert aus. Der Schleimhautüberzug entbehrt gänzlich der Turgescenz, und von dem nach hinten gegen die Choanen vorspringenden in der Regel dieser Muschel zukommenden Schleimhautwulst ist auch keine Spur vorhanden.



Digitized by Google

Die Concha media (*m*) ist am wenigsten ausgebildet. Sie bildet einen oben rinnenförmig vertieften Vorsprung, dessen unterer vorderer Rand lateralwärts umgeschlagen ist, aber in diesem saumartigen Theile keine knöcherne Stütze hat. Eine solche besteht nur im hinteren Abschnitt. Der eigentlich muschelförmige Theil ist also nur membranös gestaltet. In dem weit offenliegenden mittleren Nasengange sieht man die in einer gemeinsamen Bucht liegenden Communicationsstellen mit Stirn- und Kieferhöhle. Von vorn umgibt diese Bucht wie gewöhnlich ein scharfer Rand, der oben, den zur Stirnhöhle verlaufenden Canal medial deckend nach hinten umbiegt und da in die Schleimhautfalte übergeht, die in unserem Falle einen grossen Theil der mittleren Muschel repräsentirt. Der Eingang in die Highmoreshöhle liegt am untersten Theile der Bucht, unmittelbar unterhalb der lateralen Ausbuchtung, die in der Figur deutlich wahrnehmbar ist. Die dritte Communication, die vom Rahmen der gemeinsamen Bucht umschlossen wird, findet sich unmittelbar unter der Schleimhautfalte, durch welche die Muschel gebildet wird. Es ist die zu unteren Siebbeinzellen führende Oeffnung. Am oberen Nasengange lag die Communication mit mittleren Ethmoidalzellen gleichfalls offen. Die obere Fläche des Muschelrudimentes bildet eine Rinne, auf welche jene Oeffnung ausläuft. Der Rand der Rinne setzt sich, die Verbindungsöffnung umziehend, zur medialen Nasenwand fort. Die obere Muschel (*s*) ist durch eine noch unbedeutendere Vorsprungsbildung vorgestellt. Sie hat hinter sich einen schrägen Schlitz, der aufwärts wieder zu Siebbeinzellen führt. Endlich findet sich über dieser Stelle zunächst der hintern Wand des obern Nasenhöhlenraumes der Eingang in den Sinus sphenoidalis. An beiden Seiten sind die Verhältnisse übereinstimmend. Was den gesammten Binnenraum der Nasenhöhle betrifft, so schien die geringe Entfaltung der Muscheln denselben in keiner Weise in Mitleidenschaft gezogen zu haben.

Ueber die Entwicklung des Sternums,

vorläufige Mittheilung von G. Ruge.

Die erste Anlage des Brustbeins geht, wie das bereits Rathke angab, von den Rippen aus. Es bildet sich jederseits eine Sternalleiste, die mit der anderseitigen allmälig verschmilzt. Bei Embryonen von 2,4—3,5 cm St.-Sch.-Länge findet sich zwischen Clavicula und den noch getrennten Sternalleisten indifferentes Gewebe vor und an jeder Sternalleiste ein medial aufsitzendes Knorpelstückchen. Dieses vereinigt sich allmälig mit dem anderseitigen, und zwar so, dass auf den ventralen Schnitten einer frontalen Schnittserie ein paariges, auf den dorsalen hingegen ein unpaares Gebilde nachweisbar ist. Später geht dasselbe in das Manubrium über. Bei Embryonen von mehr als 6 cm Länge, bei welchen das indifferente Gewebe zwischen Clavicula und Sternum bereits in zwei Schichten sich gesondert hat und die den Zwischenknorpel begleitenden Gelenkhöhlen sich bildeten, erscheint jederseits ein dünner, dem Manubrium lateral aufsitzender und die untere Gelenkhöhle begrenzender Knorpelstreif. Seine Entstehung verdankt er dem indifferenten zwischen Clavicula und Sternum vorhandenen Gewebe. Bei Neugebornen ist er noch nachweisbar.

Sowohl das frühzeitig als auch das späterhin paarig auftretende Knorpelstückchen deute ich als Ueberreste des Episternum's der Säugethiere.

Digitized by Google

Beiträge zur Morphologie des Grosshirns der Säugethiere.

Von

Prof. Adolf Pansch,

in Kiel.

I. Die Furchen am Grosshirn der Carnivoren.

Mit Tafel XIV und XV.

Einleitung.

Während die »Windungen« an dem Grosshirn des Menschen (und der Affen) in den letzten zehn Jahren von verschiedenen Forschern eingehend untersucht und ausführlich beschrieben worden sind, während man dabei zugleich allgemeinere Gesichtspunkte zu gewinnen strebte und sich auch mehr und mehr auf die Entwicklungsgeschichte stützte, hat man die Oberfläche des Grosshirns bei den übrigen Säugern ziemlich vernachlässigt, und unsere Kenntniss desselben beruht noch immer wesentlich auf LEURET's bekannten vor 40 Jahren erschienenen Arbeiten. Gewiss aber verspricht gerade bei den hier herrschenden einfacheren Verhältnissen eine nach allen Seiten hin genaue, auf die Entwicklungsgeschichte gegründete Untersuchung mit leichterer Mühe sichere Ergebnisse, und diese Ergebnisse werden auch ohne Zweifel von grosser Bedeutung sein für das Verständniss der menschlichen »Hirnwindungen«, über die trotz mancher erlangten Uebereinstimmung die Meinungen in vielen Punkten doch noch sehr auseinander weichen.

Die Windungen des Säugethierhirns wurden bekanntlich ausser

Digitized by Google

von LEURET [1]) auch noch von HUSCHKE [2]) behandelt. Später sind ausführliche Angaben hierüber gemacht worden von OWEN [3]). Alle drei Forscher aber betrachten nur das vollständig ausgebildete Hirn, und zwar verfährt LEURET einfach descriptiv, während HUSCHKE, auf der LEURET'schen Arbeit fussend, in der Deutung sich von der bekannten naturphilosophischen Anschauungsweise beherrschen lässt. Beide halten sich wesentlich an die »Windungen«, insbesondere an das Bild von 3—4 concentrisch um die Fossa Sylvii gelegenen »Urwindungen«, wogegen OWEN auch die einzelnen Furchen genauer würdigt und namentlich durch die Reihe der Säugethiere bis zu dem Menschen hinauf die Homologien überall bis in's Einzelne hinein aufzusuchen strebt. Leider aber ist seine Darstellung in Wort und Bild nicht immer klar und übersichtlich genug, um ein leichtes und allgemeineres Verständniss anzubahnen; auch wird man sich wohl nicht mit allen von ihm aufgestellten Homologien einverstanden erklären können.

Bei den Untersuchungen über die Furchen und Windungen am Grosshirn des Menschen und der Affen [4]), die ich vor mehreren Jahren anstellte, trat mir schon das Bedürfniss einer genaueren vergleichenden Morphologie und Entwicklungsgeschichte des Grosshirns der Säugethiere lebhaft hervor und ich begann auch sogleich, meine Forschungen nach dieser Seite auszudehnen. Doch war es mir damals trotz vieler Bemühungen nicht möglich, so wie ich es wünschte, die Sache zu Ende zu führen und ich habe die Mittheilung der gewonnenen Resultate von Jahr zu Jahr verschoben. Das erforderliche umfassende und nicht immer leicht zu beschaffende Material habe ich nun gegenwärtig in so reichlichem Maasse in Händen (es sind bereits über 300 Hirne), dass ich es wohl wagen darf, diese Untersuchungen vorläufig abzuschliessen und einem weiteren Kreise zur Prüfung und Benutzung vorzulegen. Doch kann ich eben nur von einem vorläufigen Abschluss sprechen, denn wenn ich auch meine, in Hinsicht der Entwicklung der Furchen, ihrer Variationen und

---

[1]) Anatomie comp. du syst. nerv. t. I. pag. 358 ff. und Atlas. Paris 1839—1857.

[2]) Schädel, Hirn und Seele etc. Jena 1854. pag. 129 ff.

[3]) Anatomy of vertebrates. Vol. I. London 1868. pag. 99 ff.

[4]) De sulcis et gyris in cerebris sim. et hom. Eutin 1866. 4. XI u. 42 S. 1. Taf.

Ueber die typische Anordnung der Furchen und Windungen etc. in: Archiv f. Anthropologie. Bd. III. Heft 3. 1869. pag. 227—257. Taf. V—VIII.

Digitized by Google

Homologien ziemlich im Klaren zu sein, so vermag ich doch die eine wichtige Grundfrage nach der eigentlichen Bedeutung und den inneren Entstehungs-Bedingungen vieler der typischen Faltungen noch nicht zu lösen. Vornehmlich aber glaubte ich mich zu einer Veröffentlichung nicht nur berechtigt sondern sogar verpflichtet, weil der behandelte Gegenstand in die verschiedensten Gebiete der Wissenschaft hineinspielt und ich somit auch ein Geringes zur Lösung von einigen gegenwärtig viel behandelten Fragen beitragen könnte.

In der folgenden Beschreibung habe ich zunächst nur die Furchen berücksichtigt und die Betrachtung der »Windungen« oder »Wülste« fast ganz bis zum Schluss gelassen. Da dieses Verfahren bis jetzt nur wenig Anhänger gefunden hat und man sich ausschliesslich oder doch vorwiegend an die »Windungen« zu halten pflegt, so wäre eine eingehende Erörterung dieses Punktes schon hier erforderlich und das um so mehr, da es sich dabei doch schliesslich um das die ganze Untersuchung leitende Princip handelt. Doch muss ich in dieser Beziehung auf einen andern Ort, sowie auf den Schluss dieser Arbeit verweisen, wo sich in Rückblick auf die vorgeführten Thatsachen die Darlegung und Begründung klarer und kürzer gestaltet, als es hier im Voraus möglich wäre.

Ich muss es ferner gleich hier besonders hervorheben, dass ich in der Beschreibung der Furchen sehr genau und scheinbar oft zu ausführlich sein werde, besonders in den ersten Abschnitten. Dieser für den Lesenden freilich wenig angenehme Umstand lässt sich aber leider wohl nicht vermeiden, da es doch zunächst gerade eine Hauptaufgabe ist, das Maass des Veränderlichen innerhalb des Typus kennen zu lernen.

Alle übrigen allgemeinen Bemerkungen glaube ich bis zum Schluss aufsparen zu sollen.

Bei der Behandlung der Grosshirn-Windungen hat man von jeher die Säugethiere in eine Anzahl von Gruppen gebracht.

Leuret (a. a. O. I. pag. 369—371) unterscheidet deren 14 und zwar gehören in seine beiden ersten Gruppen die Thiere mit ungefurchten glatten Hirnen, während die übrigen von einander durch verschiedene Zahl und Verhalten der Hirnwindungen abweichen.

Huschke (a. a. O. p. 132 ff.) hat sich ganz an Leuret gehalten, gibt die Eintheilung desselben wieder und stellt die vier con-

Digitized by Google

centrischen Bogenwindungen an der Aussenfläche der Hemisphären (gyri primitivi, Urwindungen) als den »ersten Entwurf zu dem Windungssysteme des grossen Hirns der Säugethiere« hin. Seine weiteren Beschreibungen einzelner Säugethierhirne bieten fast gar nichts Neues.

Owen dagegen nimmt überhaupt nur vier Hauptabtheilungen an: 1) Die Lyencephala, ohne Corpus callosum; 2) die Lissencephala mit glatter Hirnoberfläche; 3) die Gyrencephala mit gefurchter Oberfläche, mit Ausnahme des Menschen und 4) die Archencephala, zu denen nur der Mensch gehört. — In der dritten Abtheilung der Gyrencephala werden dann keine weiteren Gruppen gemacht, sondern die Hirne einfach in passender Reihe oder in Verfolg des gebräuchlichen zoologischen Systems beschrieben.

Wenn es sich um eine Eintheilung handelt, so müssen wir es uns zunächst klar machen, dass es sehr verschiedene Gesichtspunkte gibt, nach denen sich die Säugerhirne gruppiren lassen. So können wir einzig und allein auf die Furchen und »Windungen« (Zahl, Form und Stärke der Zerklüftung) Gewicht legen. Wir können aber auch andere morphologische Verhältnisse des Hirns mit in die Betrachtung ziehen. Dahin gehört z. B. (beim Säugerhirn) die Form des ganzen Hirnes, das Dasein oder Fehlen des Balkens sowie die verschieden starke Ausbildung des Tractus und Bulbus olfactorius.

Welche dieser Punkte im gegebenen Falle ein grösseres Gewicht haben, dürfte vorläufig nicht immer leicht zu entscheiden sein. Auf jeden Fall aber scheint mir doch das Fehlen des Balkens, der grossen Commissur beider Hirnhälften, wie es den Marsupialia eigen ist, wichtig genug, um mit Owen zunächst diese Thiere als Lyencephala von allen andern abzutrennen.

Unter den mit Balken versehenen Thieren scheide ich dann (ebenfalls mit Owen) die mit glatten ungefurchten Hirnen versehenen als Lissencephala aus, muss freilich dabei eingestehen, dass solche Scheidung ihre grossen Bedenken hat. Denn einmal findet sich keine scharfe Grenze zwischen gefurchten und ungefurchten Hirnen, und dann sind die glatten Hirne vielleicht nur die niedersten Entwicklungsstufen von verschiedenen Hirnformen.

Die Gyrencephala kann ich nun, abweichend von allen bisherigen Eintheilungen, zunächst nur in zwei grosse Gruppen trennen. Diese sind eben so sehr durch die ganze Hirngestalt als auch durch den Furchungstypus von einander verschieden.

Zwischen beiden: den Primates und den Gyrencephala (*s.*

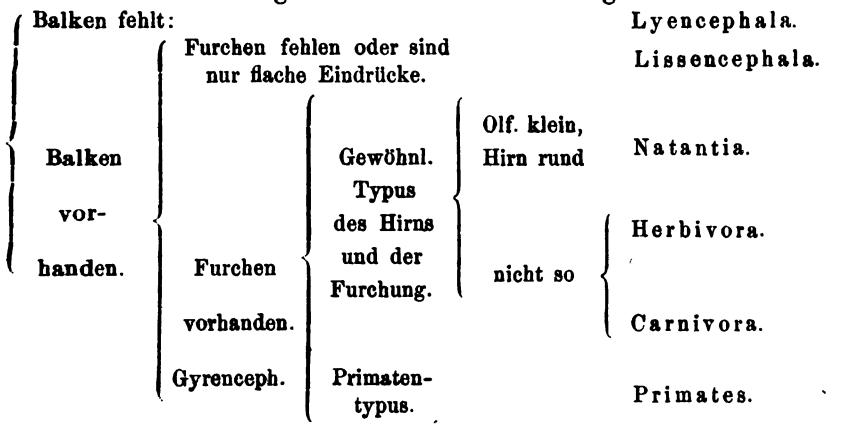
Digitized by Google

str.) ist eine Kluft, wie sie in solcher Weise in der ganzen Reihe der Säuger nicht wieder vorkommt. Die Verbindung wird nur durch einige wenige ungenügende Zwischenformen vermittelt.

Als eine besondere Gruppe der Gyrencephala (*s. str.*), zu der es übrigens einige Uebergangsformen gibt, muss ich dann die Natantia (Pinnipedia und Cetacea) hinstellen, da sie durch eine eigenthümliche Kugelform des Grosshirns und eine äusserst geringe Ausbildung des Tractus olfactorius sich auf den ersten Blick auszeichnen.

Unter den übrig gebliebenen Gyrencephala (*s. str.*) unterscheide ich endlich nach deutlich ausgeprägten Eigenthümlichkeiten des Furchentypus zwei grosse Abtheilungen: die Carnivora und die Herbivora, und erst bei weiterer Theilung käme ich zu den verschiedenen kleineren Gruppen, die den LEURET'schen wenigstens einigermassen gleichen.

Uebersichtlich dargestellt wird die Eintheilung also so sein:



Die vollständige Ausfüllung dieser Uebersicht durch Angabe der Charaktere kann erst später folgen; dagegen dürften einige kurze Angaben über die typischen Furchen der Gyrencephala (*s. str.*) schon hier im Voraus von Nutzen sein (s. Fig. 55).

Der überall wiederkehrende constante Grundtypus der Furchung besteht nun zunächst in der Fissura Hippocampi, (dem Sulcus olfactorius) und einer den Lobus hippocampi sowie den Tractus olfactorius begrenzenden Furche (Grenzfurche), ferner aus einer Fossa oder Fissura Sylvii von sehr wechselnder Gestalt, aus einer Längsfurche auf der medialen Fläche (mediale Hauptfurche), und drei Furchen auf der lateralen convexen Fläche. Von diesen drei Furchen sind zwei longitudinal und einigermassen parallel und liegen über und vor der Fossa Sylvii (obere oder lon-

Digitized by Google

gitudinale Hauptfurche und laterale oder bogenförmige Hauptfurche), während die dritte senkrechte sich mehr vorn befindet (vordere oder senkrechte Hauptfurche). — Obgleich die Entwicklungsgeschichte der Furchen von dem allergrössten Werth ist, ja eigentlich von entscheidender Bedeutung sein muss für jede weitere Betrachtung, so habe ich es doch vorgezogen, die erwachsenen Hirne zuerst zu beschreiben und dann erst die früheren Stadien. Ich that es, weil ich von so vielen Thieren keine fötalen Hirne besitze und durfte es um so mehr wagen, da ich schon seit längerer Zeit die Beobachtung machen konnte und im Folgenden bald beweisen werde, dass die beim Fötus zuerst erscheinenden Furchen und Furchentheile nicht nur äusserst constant sind, sondern auch später so bleiben und fast stets durch die bedeutendste Tiefe vor den übrigen Furchen ausgezeichnet sind.

Besonders erwähnen muss ich es noch, dass ich die Fissura hippocampi hier unberücksichtigt gelassen habe, obgleich sie doch andern Furchen gleichwerthig zu achten ist. Es entsteht aber dadurch gegenwärtig kein Nachtheil und für das Verständniss ist es sogar vortheilhafter, diese Furche in Zusammenhang mit den andern um den Hirnausschnitt liegenden Theilen: Fornix, Fascia dentata u. s. w. abzuhandeln, wie ich es in einem spätern Aufsatze zu thun gedenke.

Die Beschreibung beginne ich mit den Gyrencephala Carnivora, weil sich hier in der That die Verhältnisse am einfachsten gestalten. Wie sich erst später wird begründen lassen, nehme ich folgende Unterabtheilungen oder Gruppen an, die übrigens nicht immer ganz mit den gleichnamigen zoologischen Familien übereinstimmen und sich theilweise noch weiter trennen lassen: 1) Canina, 2) Felina, 3) Ursina.

---

1) Gruppe der Hunde (Canina).

Taf. XIV Fig. 1—22.

Zu dieser ersten Gruppe glaube ich mit LEURET die ganze zoologische Gruppe der Hunde rechnen zu dürfen, wenngleich bis jetzt kaum andere Hirne zur Untersuchung gekommen sein werden, als von Hund, Fuchs und Wolf.

Digitized by Google

Betrachten wir zunächst:

Das Fuchshirn (Fig. 1—2),

dessen laterale convexe Fläche dem bis jetzt allgemein angenommenen Grundplane gemäss in der That durch vier concentrische um die Fossa Sylvii gebogene einfache »Windungen« (die sog. Urwindungen) eingenommen wird.

In Betreff der Furchen ist zunächst hervorzuheben, dass nach den vorliegenden Hirnen und den vorhandenen Abbildungen in allen Einzelheiten nur sehr geringe Schwankungen wahrzunehmen sind.

Die Fissura Sylvii (Fig. 1) ist auf den ersten Blick erkennbar, im Mittel gegen 10 mm lang und 4 mm tief und verläuft schräg rück- aufwärts[1]). Wenn man ihre beiden Ränder von einander drängt, so bemerkt man eine deutliche, meist etwas gekielt erscheinende »Insel« von unten fast 5 mm Breite. Das untere Ende der Fiss. Sylvii geht unmittelbar über in zwei, dem freien Profilrande parallele vorwärts und rückwärts verlaufende Furchen. Die vordere (Grenzfurche des Riechkolbens) ist nur 1—2 mm tief, und steht vorn mit dem eigentlichen tieferen Sulcus olfactorius in unmittelbarem Zusammenhang. Die hintere gebogene Furche (Grenzfurche des Lobus Hippocampi) ist tiefer, bildet die laterale obere Grenze des sog. Lobus Hippocampi, ist bei der Ansicht von unten gerade rückwärts gerichtet, und liegt mit ihrem etwas medianwärts gewendeten Ende (Fig. 2) nahe an dem untern

[1]) Wohl selten kommen die Bezeichnungen der verschiedenen Richtungen im Raume so wiederholt zur Anwendung, wie hier. Ich habe versucht, die geläufigen Bezeichnungen: »nach unten«, »nach vorn« etc. durchgehends zu ersetzen durch: »abwärts«, »vorwärts« etc. Diese schliessen sich passender an an die bereits allgemeiner angewandten Ausdrücke: medianwärts und lateralwärts, und gestatten namentlich in Combinationen wesentliche Kürzungen: z. B. statt »nach vorn und oben«: »vor- aufwärts« u. s. w. — Solche Ausdrucksweise ist weder falsch noch undeutsch. Wem sie aber zu ungewohnt und zu hart klingt, der möge an den betreffenden Stellen nur ein »und« dazwischen fügen, wie sich solche Wendung hin und wieder (z. B. bei Henle) schon findet. Man möge sich auch klar machen, in welcher unnöthigen Breite Anatomen sich bewegen, wenn sie sprechen und schreiben: von unten hinten und innen nach oben vorn und aussen« u. s. w., als ob die Richtung, wohin, nicht auch die Richtung, woher, zugleich mit umfasse. In der praktischen Naturbetrachtung ist man längst gewohnt, Bewegungsrichtungen kurz zu bezeichnen. Man sagt einfach: der Wind ist Ost oder Nord-Ost, wenn er von Osten nach Westen oder von Nordost nach Südwest weht, oder: eine Strömung ist »Ost« oder »östlich«, wenn sie von Westen nach Osten läuft.

Digitized by Google

Ende der medialen Hauptfurche, hängt mit derselben aber nur durch eine seichte (1 mm tiefe) Furche zusammen.

Diese mediale Hauptfurche schneidet als »Kreuzfurche« LEURET's den obern Rand der Hirnhälfte tief ein an der Grenze zwischen vorderem und mittlerem Drittel (3 mm hinter dem vordern Ende des Balkens). Das obere Ende liegt beiderseits ganz symmetrisch, ist schräg lateral-vorwärts gerichtet und etwa 10 mm lang. An der medialen Fläche läuft die Furche zunächst ein Stück in leichtem Bogen rück- abwärts, biegt um und hält sich weiterhin parallel dem obern Rand, etwa mitten zwischen ihm und dem Balken, zeigt hier eine kleine Einkerbung, erleidet dann auf der unteren Fläche angelangt eine winklige Umbiegung (hier ist eine rückwärts gerichtete Einkerbung) und endet etwa in der Mitte der untern Fläche. Die Furche gehört zu den tiefsten und erstreckt sich mit gebogen lateral- abwärts verlaufender Furchenfläche bis zu 8—9 mm tief in den Mantel hinein. Es ist zu beachten, dass die tiefsten Stellen am Uebergang einerseits auf die mediale und andererseits auf die untere Fläche liegen, während über der Mitte des Balkens die Tiefe etwas geringer ist.

Auf der convexen, lateralen Seite des Hirns finden wir zunächst die bekannten drei concentrischen Bogenfurchen. Die unterste derselben (unterste Bogenfurche) ist recht constant; eine stärkere Ausbuchtung nach hinten abgerechnet, umgibt sie mit ziemlich gleichen Hälften die Fiss. Sylvii. Sie hat nach oben 1—2 Einkerbungen und ist meistens gegen 4 mm tief.

Die mittlere der drei Bogenfurchen d. i. die laterale oder bogenförmige Hauptfurche ist der vorigen fast ganz symmetrisch gebildet, nur ist das vordere Ende etwas vorwärts gebogen, und an dem höchsten Punkte ist eine mit einer Kerbe versehene winklige Ausbuchtung. Die Tiefe ist bedeutend, bis zu 7 mm, und es ist der obere eigentliche Bogen der tiefste Theil. Zu beachten dürften noch an dem obern hintern Theil zwei von den Furchenflächen vorspringende Wülste sein, wodurch in der Tiefe eine gewisse Unterbrechung der Furche (ein verdeckter »pli de passage«) angedeutet scheint. Beispiele einer an dieser Stelle vorkommenden vollständigen Unterbrechung der Furche werden bald zu erwähnen sein. — Die oberste der Bogenfurchen d. i. die obere oder longitudinale Hauptfurche ist nur in ihrer vorderen Hälfte symmetrisch der vorigen geformt. Sie umzieht hier in sanftem Bogen das Ende der »Kreuzfurche«, bildet dann aber, entsprechend der Einknickung der mittleren Bogenfurche, einen plötzlichen Winkel, von dem aus sich

Digitized by Google

eine Kerbe median- vorwärts erstreckt, und läuft weiterhin parallel dem obern Rande des Hirns, wie dieser schliesslich lateralwärts gebogen. Man findet in dem ganzen mittleren Theil eine Tiefe von 5 mm. Die Stelle jener Umknickung liegt ziemlich genau in einer durch die Mitte des Balkens und durch die Fiss. Sylvii gehenden Frontalebene.

Von weiteren Furchen ist zunächst die vordere oder senkrechte Hauptfurche anzuführen, die durch ihre grosse Tiefe (bis über 7 mm, die Furchenflächen schräg median- rückwärts verlaufend) ausgezeichnet ist. Sie lagert in einem nach vorn convexen Bogen vor den vordern Enden der drei eben genannten Bogenfurchen und der »Kreuzfurche«, in der Mitte zwischen dieser und dem Sulcus olfactorius beginnend und 5 mm vor der Fiss. Sylvii in die Grenzfurche des Riechkolbens seicht einmündend.

Der Sulcus olfactorius ist gegen 12 mm lang, 4 mm tief, erhebt sich bogenförmig aufwärts und ist eine Bildung, die nur oberflächlich mit der Grenzfurche des Riechkolbens zusammenhängt.

Eine nach hinten leicht convexe Furche, ich nenne sie vorläufig die »hintere laterale Furche«, verläuft in der Mitte zwischen den hinteren Enden der oberen und der lateralen Hauptfurche, erreicht nahezu den untern Rand der lateralen Hirnfläche und ist etwa 3 mm tief.

Ausserdem bemerkt man noch (Fig. 2) auf der untern Fläche mitten zwischen dem untern Ende der medialen Hauptfurche und dem hintern Rande des Hirns eine seichte Furche oder einen länglichen Eindruck.

Kleinere mehr wechselnde Eindrücke endlich finden sich noch: an der lateralen Fläche hinter der »Kreuzfurche«, sowie hinter dem untern Ende der untersten Bogenfurche und am Ende der obern Hauptfurche; ferner an der medialen Fläche vor dem Balken. Ein leichter Eindruck vor der Kreuzfurche ist viel zu unbedeutend und zu wechselnd, um eine solche Beachtung zu verdienen, dass man mit Owen die Abtheilungen n^* und n'' dadurch scheiden könnte. —

Von allen diesen Furchen, die, es sei noch einmal wiederholt, sich in Bezug auf Lage, Richtung, Länge und Tiefe mit ausserordentlicher Regelmässigkeit bei den verschiedenen Hirnen wiederholen, hat Leuret nur die Fiss. Sylvii und den »Sillon crucial« benannt, keine einzige aber genauer beschrieben, noch auch Anderes als die oberflächliche Erscheinung berücksichtigt.

Owen (a. a. O. pag. 116 ff.) hält sich, wie im Eingang erwähnt, wesentlich an die Furchen, aber auch er beachtet zu sehr

Digitized by Google

bloss den oberflächlichen Ausdruck derselben und lässt in auffallender Weise daneben einzelne wichtige gänzlich unberücksichtigt.

Er benennt die »Sylvian fissure«, die »hippocampal« und die »callosal fissure«. Als »rhinal fissure« (»ectorhinal«, 2) wird die das »Rhinencephalon« nach oben begrenzende Furche d. i. unsere Grenzfurche des Riechkolbens bezeichnet, zugleich aber auch die obere Grenzfurche des sog. Lobus hippocampi. Der oben beschriebene eigentliche Sulcus olfactorius findet keine Berücksichtigung.

Den von oben sichtbaren Theil der medialen Hauptfurche, die Kreuzfurche, nennt Owen: »frontal f.« (14), den übrigen Theil: »supercallosal f.« (7'). Die obere Hauptfurche heisst im vordern Theil: »coronal f.« (12), im hintern: »lateral f.« (11). Die laterale Hauptfurche wird: »supersylvian« (8) genannt und die unterste Bogenfurche (»ectosylvian f.« 8') als secundäre Furche bezeichnet. Was mit 9 (»postsylvian f.«) gemeint ist, ist nicht sicher zu ersehen, da in Fig. 89 und 92 diese Zahl an ganz verschiedenen Stellen steht; auffallend aber ist es, dass unsere vordere oder senkrechte Hauptfurche wohl gezeichnet, aber weiter gar nicht berücksichtigt wird. Der Anwesenheit von secundären Fissuren endlich wird nur im Allgemeinen gedacht.

Ich habe diese Punkte so weitläufig angeführt, um zu zeigen, wie unfertig die Beschreibungen bis jetzt noch sind, und wie ungenügend sie sich zeigen müssen für ein genaueres Eingehen auf vergleichende Anatomie und Entwicklungsgeschichte.

Forschen wir jetzt noch, ob denn vielleicht die »Windungen« als solche genauer beschrieben sind, so werden von Leuret nur einfach angeführt: die drei um die Fiss. Sylvii gekrümmten »circonvolutions«, von denen die dritte (oberste) hinten gabelförmig getheilt ist; vor ihnen eine »circonv. orbitaire« (*O*) und an der medialen Fläche die sechste, eine »c. interne« (*I*), die den Balken umgibt. Das ist Alles.

Owen unterscheidet die 4 Bogenwindungen von oben beginnend als »medial fold«, »supersylvian fold« und den getheilten »sylvian fold'«. Vor und hinter der Kreuzfurche (»frontal f.«) liegen nach ihm der »prefrontal« und der »postfrontal tract«, sowie an der medialen Fläche über dem Balken der »callosal«, darüber der »marginal« und unter dem hintern Ende des Balkens der »hippocampal tract«. Die Anwendungen weiterer Bezeichnungen

Digitized by Google

auf das Carnivorenhirn ist schwer aus den Abbildungen und der Beschreibung zu entnehmen.

Also auch nach dieser Seite hin findet man nichts Genaueres.

An den Fuchs schliesst LEURET zunächst das Hirn des Wolfes an und nennt es ein grosses Fuchshirn, denn es zeige dieselben Windungen, nur dass diese zahlreichere Eindrücke hätten und dass auf der »dritten äusseren« Windung wo beim Fuchs nur ein Rudiment einer Depression[1]) sei, sich eine sehr verlängerte Furche fände.

Da mir zur Controle kein anderes Material als die LEURET'sche Abbildung vorliegt, so kann ich über den Wolf auch kein genaueres Urtheil abgeben, doch möchte ich lieber sagen, dass das Hirn desselben dem des Hundes auffallend gleicht. — Die vordere Hauptfurche weicht von der des Fuchses einigermassen ab.

Das Hirn vom Hunde (Fig. 3—22).

Auf dieses möchte ich ein ganz besonderes Gewicht legen, da ich darüber die eingehendsten Untersuchungen machen konnte und eine sehr grosse Anzahl Gehirne, dem verschiedensten Alter und den verschiedensten Varietäten angehörig, mir zu Gebote standen.

Holen wir erst das Bekannte heran, so berichtet OWEN nichts Besonderes über den Hund; dagegen widmet LEURET seinen Windungen einige Aufmerksamkeit. Er sagt, er hätte viele Hirne mit einander verglichen und bei allen denselben Typus und dieselben Windungen gefunden. Die einzigen Unterschiede lägen in der Zahl und der Ausdehnung der Eindrücke, und zwar nähmen diese zu mit der Grösse der Hirne. (Eine Behauptung, die ich durchaus nicht bestätigen kann. Eins meiner einfachsten Hirne stammt gerade von einem sehr grossen Hunde [Neufundländer Mischrasse] her. Ein anderes kleines zeigt eine ungewöhnlich krause Oberfläche.) Im Besonderen werden von LEURET angeführt eine kleine Furche medianwärts neben dem hintern Theil der obern Bogenfurche, ein Eindruck, der zuweilen auf der zweiten Windung ist, und ein Fall, in dem die Gabel-

[1]) Wie oben erwähnt, zeigten die mir vorliegenden Fuchshirne hier stets eine deutliche Furche.

Digitized by Google

theilung nicht die dritte, sondern die vierte Windung betraf. — Das ist Alles, und das konnte auch genügen, wenn es eben nur darauf ankam, den allgemeinen »Typus« und die Zahl der Windungen einfach zu registriren. —

Die Fiss. Sylvii steigt beim Hunde mit einer Länge von $^1/_2$ bis 1 cm und einer Tiefe von 5—7 mm schräg rückwärts auf. Doch findet hier mancher Wechsel statt. Ihr oberes Ende ist einfach, oder gabelförmig, oder zeigt 2—3 Kerben; zuweilen hängt sie durch eine seichte Furche mit der »untersten Bogenfurche« zusammen. Fast immer ist sie geschlossen, nur selten klafft sie und lässt dann die »Insel« in ihrer Tiefe erkennen.

Von ihr zieht die Grenzfurche des Riechkolbens gerade vorwärts, ist nie sehr tief und steht meist in Verbindung mit der vordern Hauptfurche. Die Grenzfurche des Lobus Hippocampi zieht von der Fissura Sylvii aus in sanftem Bogen median- rückabwärts und endet hinter dem untern Ende der medialen Hauptfurche (Fig. 7); mit demselben hängt sie häufig zusammen, entweder unmittelbar (Fig. 4) oder durch Vermittelung einer kleinen schrägen oft ziemlich tiefen Querfurche. Anfangs seicht, wird diese Grenzfurche, wie es scheint, ohne bestimmte Grenze gegen das Ende hin tiefer (4—7 mm).

Die mediale Hauptfurche ist auf der lateralen Hirnfläche etwas mehr quer gerichtet als beim Fuchs, und liegt vielleicht etwas weiter vorn. Sie ist oft breit gabelförmig gestaltet (Fig. 6, 20, 21) und durchschneidet dabei den von der obern longitudinalen Hauptfurche umgebenen Raum. Diese Gabel entsteht aus der oberflächlichen oder auch wohl tieferen Verbindung mit einer sonst getrennt daneben vorhandenen, oft aber auch ganz fehlenden kleinen Furche.

Wo die Kreuzfurche an der medialen Fläche nach hinten umbiegt, bildet sie öfters eine abwärts stark vorspringende Bucht. Hinter dieser Biegung ist die Furche öfters durch eine breitere Brücke unterbrochen (normal bei den Katzen) und es liegen die beiden gesprengten Furchentheile dann über einander, und haben auch wohl 1—2 starke Seitenkerben (Fig. 7). Der Uebergang auf die untere Fläche geschieht meist mit scharfem Winkel; von da an nähert die Furche sich aber sehr dem Rande des Hirnausschnittes, um etwa an derselben Stelle wie beim Fuchs zu enden.

Am obern Rande der Hemisphäre ist sie über 10 mm tief, an der medialen Fläche 6—8, und an der untern Fläche wieder 8 bis 10 mm.

Digitized by Google

Von der Mitte des horizontalen Theils, sowie von dem hintern Winkel aus sieht man schwächere oder stärkere Einkerbungen ausgehen, hinter dem schrägen Theil an der medialen Fläche bemerkt man fast stets einen Eindruck oder eine Furche, die isolirt ist, oder sich auch wohl einzeln mit ihr verbindet. —

Gehen wir jetzt über zu den drei concentrischen Bogenfurchen, so gleicht die unterste Bogenfurche im Allgemeinen der des Fuchses, ist aber sehr wechselnd in Form und Tiefe der einzelnen Abtheilungen. Sie stellt einen gleichmässigen oder einseitig stärker ausgebildeten Bogen dar, der rundlich ist, oder 1—2 Ecken zeigt, auch verschieden stark zurückgelehnt ist. Die untern Enden, die zuweilen mehr horizontal verlaufen (Fig. 21), reichen verschieden weit hinab und erscheinen auch wohl als gesonderte kurze Furchen oder Eindrücke.

Zuweilen findet man, was bei den Katzen das Normale ist, statt dieser Bogenfurche durch Vermittlung von verschiedenen Zwischenformen zwei ganz gesonderte Furchen, die eine vor, die andre hinter der Fiss. Sylvii; sie sind dann von wechselnder Gestalt, bald gerade, bald gebogen (Fig. 6).

Als Nebentheile sind anzuführen 1—2 schon beim Fuchs angedeutete Kerben an dem oberen Theil, die zuweilen so lang werden können, dass eine scheinbare, d. h. nur ganz oberflächliche Verbindung mit der lateralen bogenförmigen Hauptfurche die Folge ist Fig. 3). In ähnlicher Weise geschieht in einzelnen Fällen eine Verbindung des vordern Theils mit der Fiss. Sylvii.

Die Tiefe der Furche ist nicht sehr bedeutend (5—7 mm) und es liegen die tiefsten Theile meist vorn oben und hinten oben.

Die laterale bogenförmige Hauptfurche ist ebenfalls der des Fuchses sehr ähnlich und zugleich eine der beständigsten Furchen. Der hinter der vordern oberen winkligen Ausbuchtung gelegene Theil ist ziemlich gleichmässig *C*förmig gekrümmt, während der vordere Theil schräg vor- abwärts läuft und am Ende meist nach vorn gebogen ist. Die Furche ist am mittleren Theil am tiefsten, schneidet hier bis 10 mm ein und zeigt an den Furchenflächen mehrere kleine Furchen und Wülste.

Von Abweichungen sind zu erwähnen: Das vordere Ende biegt stärker nach vorn; es tritt als isolirte Furche auf oder als 1—2 isolirte Eindrücke, von denen einer auch als seichte Furche in die vordere Hauptfurche mündet. Auch das hintere untere Ende er-

Digitized by Google

scheint zuweilen isolirt, oder in Gestalt einer kleinen horizontalen Vertiefung oder Furche.

Als Nebenäste findet sich wie beim Fuchs eine von der obern Winkelbuchtung ausgehende Kerbe oder Furche, die sich nicht so ganz selten (ein- oder zweiseitig) selbst bis in die obere Hauptfurche erstreckt, entweder ganz oberflächlich, oder auch in bedeutenderer Tiefe (Fig. 18, 20, 21). Auch hinten oben und an anderen Stellen gehen Kerben in peripherischer Richtung ab.

Die obere longitudinale Hauptfurche zeigt die überraschende Erscheinung, dass sie entweder, wie beim Fuchs, ununterbrochen fortläuft (Fig. 20 *r*, Fig. 5 *l*), oder dass sie in die zwei Abtheilungen: eine vordere schräg liegende bogenförmige und eine hintere sagittale vollständig getrennt ist (Fig. 6 u. 3).

Der vordere bogenförmige Theil, der ebenfalls die bedeutende Tiefe von 8—10 mm besitzt, läuft rückwärts in etwas wechselnder Schräge neben der Kreuzfurche hin, dieselbe vorn weit überragend, und biegt etwa 1 cm hinter derselben in wechselnder Form medianwärts um. Er reicht entweder bis nahe an den medialen Rand in einem vollständigen auch in der Tiefe fast ununterbrochenen Bogen, oder er erreicht schon auf der Hälfte sein Ende, indem eine dem eben genannten Ende entsprechende Furche sich mit dem hinteren sagittalen Theil verbindet (Fig. 20 *l*).

An diesen vordern Theil schliessen sich öfters noch Kerbungen an, namentlich an der medialen Seite vor und hinter der Kreuzfurche.

Der hintere sagittale Theil der oberen Bogenfurche erstreckt sich von dem hintern Winkel oder der Biegung des vordern Theiles (dieser Punkt liegt wie beim Fuchs gerade über der Basis der Fiss. Sylvii und der Mitte des Balkens) gerade rückwärts bis gegen das hintere Ende des Hirns oder biegt vor demselben um und verläuft ein Stück weit abwärts, parallel dem hintern freien Rande. Dieses letzte sehr verschieden gestaltete und verschieden lange Stück ist auch häufig ganz isolirt (Fig. 6), wie es bei Katzen normal ist.

Wie schon erwähnt, erscheint der hintere Theil der obern Hauptfurche gemeinschaftlich mit dem medialen Ende des vordern Theils öfters als isolirte Furche (Fig. 5 rechts). Tiefe 6—8 mm.

Als Nebentheile finden wir grössere und kleinere Einkerbungen nach beiden Seiten hin.

Die vordere senkrechte Hauptfurche geht wie beim Fuchs vor den vordern Enden der obern und lateralen Hauptfurchen

Digitized by Google

vorbei, ist aber etwas mehr winklig gebuchtet und mit dem obern Ende mehr oder weniger etwas rückwärts gerichtet. Die nicht tiefe Einmündung in die Grenzfurche des Riechkolbens liegt gegen 8 mm vor der Fiss. Sylvii. Die Furchenflächen zeigen starke Furchen und Wülste; die Tiefe ist bis über 10 mm.

Als Abweichungen erwähne ich einerseits die tiefe Einmündung (Fig. 3), andererseits die vollständige Trennung von der Grenzfurche des Riechkolbens (Fig. 6), sowie eine sehr starke winklige Ausbuchtung nach vorn. An dieser Ausbuchtung findet man zuweilen eine Kerbe, sowie auch weiter unten deren 1—2 oder eine stärkere vorabwärts gerichtete Nebenfurche.

Der Sulcus olfactorius ist gegen 10 mm lang und 2—3 mm tief; er ist ganz bedeckt vom Bulbus olfact. und liegt also gewissermassen in der Tiefe der Grenzfurche.

Die hintere laterale Furche verläuft wie beim Fuchs zwischen den hintern Theilen der obern und der lateralen Hauptfurche, geht aber meistens zuletzt mit einer winkligen Bucht auf die untere Fläche über. Sie steht zuweilen in oberflächlichem Zusammenhang mit der obern Hauptfurche (so dass dann, wie LEURET bemerkt, in seltenem Falle die oberste Windung zweigetheilt wurde) sowie auch mit der lateralen, bogenförmigen Hauptfurche, mit spitzem Winkel in ihn einmündend. Die Furche besteht häufig aus zwei gesonderten Theilen, deren unterer sehr verschieden gestaltet ist. An denselben schliesst sich auch wohl noch auf der untern Fläche eine dritte Furche oder Eindruck an.

Die »hintere obere Furche« zeigt 1—3 winklige Ausbuchtungen oder Kerben und ist nirgends sehr tief.

Von weiteren, gewissermassen secundären Furchen und Eindrücken ist zu nennen zunächst die Furche an der medialen und der untern Fläche, die etwa in der Mitte zwischen der hintern Hälfte der medialen Hauptfurche und dem freien Rande der Hemisphäre verläuft (»hintere mediale Furche«). Sie wird bis über 5 mm tief und zeigt ein sehr wechselndes Verhalten, ist auch häufig in 2 oder 3 isolirte Furchen getheilt. Mitunter erstreckt sich ihr vorderes Ende auf die obere Hirnfläche hinauf.

Weiterhin zeigen sich an dem vordern Theil der medialen Fläche vor dem Balken verschiedene kleine Furchen oder Eindrücke, darunter häufig eine horizontale oder eine schräg vor- aufwärts gerichtete.

Eine fernere Furche, bez. Eindruck findet sich meist über dem hinteren Theil der oberen Hauptfurche, sowie eine andere über dem

Digitized by Google

Sulc. olfactorius und vor der vordern Hauptfurche und endlich noch eine zwischen den hintern Enden und eine zwischen den vordern Enden der untersten Bogenfurche und der lateralen Hauptfurche.

Entwicklung der Furchen des Hundehirns.

Ueber die erste Entwicklung der genannten Furchen liegt in der Literatur bis jetzt auffallenderweise noch fast gar nichts vor. Eine Behandlung dieses Gegenstandes in einer Arbeit von Prof. WILDER in Amerika (1874) ist mir nur durch ein Citat von MEYNERT (Archiv f. Psych. VII, 2) bekannt geworden. Die von Letzterem in seiner Fig. 22 danach wiedergegebene Abbildung eines fötalen Doggenhirns zeigt aber Abweichungen von dem, was ich bisher selbst beobachten konnte. Ich denke später auf diesen Punkt näher einzugehen.

Die jüngsten mir vorliegenden Hundehirne beziehen sich auf Geburten, die etwas vor der normalen Zeit vor sich gegangen sein dürften (Fig. 8—10). Das Grosshirn war hier, frisch gemessen, etwa 24 mm lang und 22 mm breit.

Hier erweckt zunächst die Bildung der Fossa Sylvii ein hervorragendes Interesse, da sie einigermassen anders wie beim Menschen ist, und ebenso interessant ist die gleichzeitige Abtrennung des Riechkolbens.

Als erste wesentliche Störung der Glätte der lateralen Hirnoberfläche bemerkt man in der Gegend des spätern hintern Endes der Grenzfurche des Riechkolbens eine kleine 5 mm lange in der Mitte bis 1 mm tiefe horizontale hinten etwas aufgebogene Furche. Dieser hintere Theil, der spätere vordere Rand (»vordere Randfurche«) der Fossa Sylvii, hat eine nach vorn plötzlich, nach hinten allmälig ansteigende Furchenfläche. Während nun der vorderste, kolbige, freie Theil des Riechkolbens bereits schon länger in einer eigenen senkrechten Auskerbung am vorderen Ende des Hirns gelegen ist (eine Auskerbung, in deren Tiefe sich allmälig auch eine wirkliche Furche als Sulcus olfactorius ausbildet), grenzt sich jetzt auch der übrige Tractus durch eine seichte nach unten scharf berandete, nach oben ganz sanft sich verflachende Horizontalfurche (Grenzfurche des Riechkolbens) deutlich ab (Fig. 9). Diese Furche, man könnte auch fast sagen: Leiste, liegt ganz unmittelbar unter der erstgenannten tieferen Furche (vordere Randfurche der Fossa

Digitized by Google

Sylvii), gewissermassen auf der unteren Furchenfläche derselben. Unter der Fossa Sylvii, d. i. also an dem untern Rande der »Insel«, erhebt sie sich etwas und verläuft dann sogleich weiter als erste zarte Anlage der Grenzfurche des Lobus Hippocampi. Diese liegt zunächst aber noch anders als beim ausgebildeten Hirn, indem sie in der Seitenansicht nicht gleich abwärts geht, sondern sich ziemlich parallel dem untern Hirnrande hält. Eine andere feine Leiste sieht man jetzt auch wohl schon vom oberen Ende der zuerst beschriebenen Furche aus rück- abwärts laufen als erste Andeutung des hintern Randes der Fossa Sylvii (hintere Randfurche). — Wir haben hier also deutlich vorliegend eine kleine dreieckige »Insel«, die aber eigentlich nur nach vorn hin scharf abgesetzt ist gegen den Mantel, der hier bereits auch die Neigung zur Ueberwucherung erkennen lässt.

Was die eigentlichen Furchen (mit Ausnahme der Fissura Hippocampi) betrifft, so dürfte wohl ohne Zweifel die mediale Hauptfurche diejenige sein, die zuerst sich bildet, denn an den beiden vorliegenden Hirnen ist sie schon als eine deutliche und scharf ausgeprägte Furche in ihrer ganzen Länge vorhanden. Ausserdem sieht man aber bei diesen Frühgeburten auf der convexen Fläche drei weitere Furchen, von denen zwei sagittal über und vor der Fossa Sylvii liegen, leicht bogenförmig gestaltet sind und unter einander parallel schräg vorwärts verlaufen, während vor ihnen eine andere kurze Furche sich schräg vor- aufwärts erhebt. Letztere, ohne Zweifel die Anlage der vordern senkrechten Hauptfurche, ist bereits scharf ausgeprägt, gegen 2 mm tief, aber ohne Verbindung mit der Grenzfurche des Riechkolbens.

Von den beiden parallelen Furchen ist die untere ebenfalls schon recht tief, dabei aber in etwas wechselnder Weise gebogen, und bildet die erste Anlage der »lateralen Hauptfurche«. Die obere, die nicht so tief ist, entwickelt sich zu dem vordern bogenförmigen Theil der »obern Hauptfurche«. —

Im Uebrigen ist die Oberfläche vollständig ungefurcht, abgerechnet vielleicht eine kleine Vertiefung vor der Fossa Sylvii. —

Bei den Hirnen der normalen neugebornen Hunde (Fig. 11 bis 16) ist die Furchung schon wesentlich fortgeschritten. Die mediale Hauptfurche erreicht hier eine Tiefe von selbst 3—4 mm, die laterale Hauptfurche hat vollständige Bogengestalt und zeigt oft schon vorn oben eine deutliche Kerbung. Die vordere Hauptfurche hat fast ihre volle Länge und eine Tiefe von mehr als 3 mm erreicht und

Digitized by Google

zeigt mehr oder weniger die Neigung, in die Grenzfurche des Riechkolbens einzumünden.

Was die obere Hauptfurche aber betrifft, so finden wir schon jetzt auffallende Unregelmässigkeiten, selbst an den beiden Hälften desselben Hirns, die uns sogleich auf die oben erwähnten häufigen Abweichungen beim erwachsenen Hirne hinführen. Entweder nämlich bleibt die betreffende ursprüngliche Furchenanlage ziemlich unverändert und isolirt, und verlängert sich nur etwas nach vorn: dann erstreckt sich meist vom Gipfel der lateralen Hauptfurche eine Nebenfurche schräg vor- aufwärts, entsprechend dem queren hinter der Kreuzfurche gelegenen Theil der oberen Hauptfurche; oder es bildet sich diese quere Furche als hintere Verlängerung der ersten Anlage und sendet sogleich auch die Anlage des hinteren sagittalen Furchentheils nach hinten ab; oder endlich diese letzten beiden Theile bilden sich gemeinschaftlich aus einer neuen isolirten Furchungsanlage heraus.

Auch für die unterste Bogenfurche bemerkt man jetzt öfters schon die erste Anlage, die in einer oder zwei kleinen Furchen besteht, die vor und hinter der Fossa Sylvii auftreten: aber auch hier sogleich die zahlreichsten Varietäten. In einem Falle war vorn bereits eine seichte Furche als Verbindung mit der Fossa Sylvii sichtbar.

Ebenso grossem Wechsel ist um diese Zeit die Bildung der Fossa Sylvii unterworfen. Während sich in vielen Fällen der Mantel um die scharf dreieckige Anlage der Insel mehr und mehr verdickt und hinüber wölbt, hat die Insel in andern Hirnen nur eine geringe senkrechte Höhe, und es findet sich also eigentlich nur eine flache Ausbuchtung an dem untern Rande des gegen den Tractus olfactorius und Lobus hippocampi abgesetzten Mantels.

Weitere Stadien der Entwicklung in gleicher Weise zu beschreiben, dürfte unnöthig sein, da wir jetzt schon in den Hauptzügen alle Furchen des erwachsenen Hirns vor uns haben und selbst auch die Variationen bereits entstehen sahen, und genau verfolgen konnten. Ich verweise deshalb einfach auf die Fig. 17—22.

Die Entwicklungsgeschichte lehrt uns somit auf's Deutlichste die oben in der Einleitung bereits kurz erwähnten wichtigen Thatsachen. Wir sehen, wie die Furchen sich allmälig ausbilden, wie die zuerst auftretenden Furchentheile die beständigsten sind und später zu den

Digitized by Google

tiefsten Stellen gehören, während alle übrigen einem bedeutenden Wechsel in Form und Tiefe unterworfen sind.

Aus den obigen Untersuchungen über das Hirn der Canina folgt zunächst als Bestätigung für LEURET, dass Fuchs, Wolf und Hund, d. h. die Canina der Zoologen, bis in's Einzelne denselben Typus in der Furchung haben; es folgt ferner aber auch, dass, wo dieser Typus bei einer Species in der einfachsten Form auftritt, er auch den geringsten individuellen Schwankungen unterworfen ist und umgekehrt. So zeigen also alle Fuchshirne fast genau dieselben Furchen, während bei den Hunden grosse Schwankungen wahrzunehmen sind und selbst beide Hälften desselben Gehirns scheinbar fundamentale Verschiedenheiten darbieten können. Freilich soll hierbei nicht ganz geläugnet werden, dass die Veranlassung dazu auch in den zahlreichen Varietäten oder Rassen zu suchen ist, in die die Hunde als älteste und verbreitetste Hausthiere sich getrennt haben.

Alle weiteren Betrachtungen, zu denen hier schon Veranlassung genug gegeben ist, glaube ich besser noch zu unterlassen.

---

2) Gruppe der Katzen (Felina).
Taf. XIV u. XV Fig. 23—41.

Auch aus den Familien der Katzen und der Hyänen (LEURET's vierte Gruppe) habe ich eine grosse Anzahl von Hirnen untersuchen können. Sie stammen meistens von der Hauskatze (F. catus domestica) und es befinden sich darunter mehrere fötale mit den ersten Anfängen der Furchenbildung.

Ausserdem habe ich selbst nur noch das Hirn einer Felis pardalis, einer Hyäne (H. striata L.) und eines neugeborenen Tigers untersuchen, sowie zu oberflächlichem Vergleiche Abbildungen heranziehen können von Felis leo, F. pardus und F. jubata.

Hirn der Katze.

Ein kurzer Blick auf ein Katzenhirn ist genügend, um uns zu überzeugen, dass LEURET Recht hat, wenn er sagt (Anat. comp. I. p. 378, frei übersetzt): »Der Windungstypus der Familie der Katzen und der der Füchse (Canina) zeigt Analogie, obgleich es mehrere

Digitized by Google

wesentliche Unterschiede zwischen beiden gibt«. Dieselbe Bemerkung war übrigens bereits 1833 von Owen gemacht worden in seiner Abhandlung: On the anatomy of the Cheetah (Transact. Zool. Soc. Vol. I. pag. 129 Pl. 20).

Ein auffallender Unterschied beruht zunächst in der ganzen Form des Grosshirns, welches bei der Katze (weniger bei der Hyäne) viel kürzer und dicker, scheinbar von vorn zusammengedrückt erscheint. Es steht dies in Zusammenhang mit dem kurzen dicken Kopfe der Katzen, und ist ein Punkt, auf den wir erst in einer späteren Abhandlung näher eingehen können.

Aber auch abgesehen von der grösseren Kürze zeigt die Oberflächengestaltung einige Eigenthümlichkeiten, die Leuret (a. a. O.) auf folgende Weise beschreibt: »Die Katzen haben auch vier äussere Windungen, eine Oberaugenwindung und eine innere Windung. Aber die Katzen haben auch zum Unterschiede von der Familie der Füchse drei supplementäre Windungen, die den fundamentalen Windungen, wie man sie wohl nennen möchte, als Vereinigungsmittel dienen. Zwei von diesen sind constant, nämlich die eine zwischen der ersten und zweiten äussern Windung und die andre zwischen der vierten und der inneren Windung. Die dritte supplementäre Windung dagegen zwischen den hinteren Enden der dritten und vierten äussern Windung fehlt öfters.«

In unsere Beschreibungsweise übersetzt heisst das also: bei den Katzen sind die unterste Bogenfurche und die mediale Hauptfurche unterbrochen, desgleichen auch öfters der hintere Theil der longitudinalen oder oberen Hauptfurche.

Das sind nun auch in der That die wesentlichsten Eigenthümlichkeiten; wie weit sie constant sind und welche weiteren Punkte noch hinzukommen, werden wir sogleich im Verlauf der genaueren Beschreibung und bei Betrachtung der Abbildungen sehen (vergl. Fig. 23—30).

Die Fissura Sylvii stellt bei den Katzen eine einfache Furche dar, die in wechselnder Länge (3—8 mm) und Richtung rück- aufwärts gerichtet ist und in einzelnen Fällen gegabelt endet. Sie besitzt eine Tiefe von 3—5 mm und zeigt an ihrem Grunde keinerlei »Insel«, sondern nur eine gewöhnliche Furchengrundlinie An einigen Hirnen (Fig. 24) fand sich 2—4 mm vor derselben eine ähnliche kleine Einkerbung (bis 5 mm lang), so dass man zuerst kaum weiss, welches die wirkliche Fissura Sylvii ist.

Die vordere Randfurche der Fossa Sylvii ist ähnlich wie bei

Digitized by Google

dem Fuchs gestaltet: sie ist seicht und endet in der Grenzfurche des Riechkolbens. Die Grenzfurche des Lobus Hippocampi ist mit Ausnahme ihres seichten vorderen Endes 2—4 mm tief; sie biegt sich an der untern Fläche etwas stärker medianwärts und endet etwa 2—4 mm entfernt vom Ende der medialen Hauptfurche, in der Mitte zwischen dem Ausschnittsrande und dem lateralen Rande der untern Fläche. Der obere Furchenrand zeigt starke Wucherung. Das Ende ist meist rechtwinklig gegabelt.

Die mediale Hauptfurche schneidet als Kreuzfurche den obern Rand auffallend weit vorne ein, gegen 4—6 mm vor dem Balken. Sie läuft hier in einer Länge von 5—8 mm lateral- und ein wenig vorwärts und ist am Rande des Hirns 7—8 mm tief. Von oben gesehen liegt sie sehr nahe am vordern Ende, von vorn gesehen zieht sie annähernd horizontal mit oberer Convexität, und es zeigen die beiderseitigen Furchen eine grosse Symmetrie. An der medialen Fläche ist die Kreuzfurche schräg rück- abwärts gerichtet, gerade oder leicht gebogen und endigt gewöhnlich gegen 3 mm über der Mitte des Balkens, zuweilen auch etwas mehr hinten. In seltenen Fällen (3 mal unter 14, die Verbindung kann seichter oder tiefer sein) erstreckt sie sich, wie bei den Hunden, ohne Unterbrechung weiter rückwärts und dann, das Splenium corporis callosi umkreisend, abwärts. Meistens findet sich aber über der Mitte des Balkens eine schmalere oder breitere Brücke, die die vordere eigentliche Kreuzfurche von einer hintern Furche trennt. Diese letztere unterscheidet sich von dem hintern Theil der medialen Hauptfurche des Hundes wesentlich nur dadurch, dass sie am Uebergang auf die untere Fläche nur 3 mm vom Balkenwulst entfernt ist. Weiterhin liegt sie dann parallel dem Rande des Hirn-Ausschnittes, läuft gerade auf die Trennungsfurche des Lobus Hippocampi zu, biegt sich schliesslich aber plötzlich nach hinten und endet nahe am hintern Hirnrande.

Das vordere Ende dieses Supercallosal sulcus, Owen, liegt stets höher als das untere Ende der eigentlichen Kreuzfurche, und erhält sich bei ununterbrochener medialer Hauptfurche als eine starke aufwärts gerichtete Nebenzacke.

Wenn wir uns nun den Furchen der lateralen Fläche zuwenden, so finden wir zunächst an Stelle des bei den Hunden deutlich ausgeprägten Sulcus olfactorius fast nur eine flache Vertiefung unmittelbar über der Ablösungsstelle des Tractus olfactorius.

Die vordere oder senkrechte Hauptfurche ist sehr constant (über Leuret's und Owen's entgegenstehende Ansichten s. weiter

Digitized by Google

unten); sie liegt sehr weit vorn, nur 3—4 mm vom vordern Ende des Hirns entfernt, so dass sie fast ganz der vordern Abplattung des Hirns angehört; sie ist gegen 5 mm tief und mündet unten in die Grenzfurche des Riechkolbens, aber nicht so nahe vor der Fissura Sylvii wie bei den Hunden, sondern gegen 10 mm entfernt.

Die laterale oder bogenförmige Hauptfurche ist sehr constant und der betreffenden Furche bei den Hunden recht ähnlich; doch ist sie mehr winklig gebogen und es springt namentlich der hintere obere Winkel am meisten vor, wie bereits auch LEURET bemerkt hat. Der vordere Schenkel ist kurz, zuweilen sehr kurz (bis zu 4 mm) und mit seinem unteren Ende meist nach vorn umgebogen. Das mittlere Stück liegt nahezu parallel dem obern Rande und ist meist etwas abwärts eingebogen, oder auch vorn eingekerbt. Der hintere Schenkel ist oft leicht gebuchtet, hat ziemlich senkrechte Richtung und reicht bis an den untern hintern Rand. Die Tiefe ist im mittleren Theil am bedeutendsten (5 mm), am geringsten dagegen im hintern Winkel. Furchen und Wülste sind an den auseinandergebogenen Furchenflächen wenig sichtbar.

Als Abweichung sieht man zuweilen (3 Fälle unter 14) den hintern Schenkel unvollständig oder vollständig isolirt, indem sich am hintern obern Winkel, das ist also an der seichtesten Stelle der Furche, eine 1 bis 3 mm breite Brücke verschiedener Gestaltung vorfindet (s. Fig. 30 u. 23 *l*). Dieses Vorkommen, welches ich bis jetzt nur einseitig sah, verdient die grösste Aufmerksamkeit: Eine der beständigsten Furchen des Katzenhirns zeigt sich plötzlich in zwei Abtheilungen auseinander gedrängt, eine wesentlich typische Verschiedenheit tritt als Abweichung an einem so einfach gefurchten Hirn auf! Eine Berücksichtigung der Furchentiefen belehrt uns aber, dass solche Abweichung durchaus nicht so wesentlich ist, sondern nur darin besteht, dass ein im Innern der Furche verborgener stets vorhandener Trennungswulst sich bis an die Oberfläche ausgedehnt hat.

Nimmt man hierzu ein ganz ähnliches, sogleich (p. 215) zu erwähnendes Vorkommen an der obern Hauptfurche, so lässt es sich wohl nicht bestreiten, dass ein Studium der Furchen ohne Berücksichtigung ihrer Tiefen nur ungenügende Resultate liefern kann.

Eine eigenthümliche überraschende Abweichung der behandelten Furche fand sich noch einseitig an einem Hirne (Fig. 29). Der vordere Schenkel war hier nämlich sehr kurz (oder das Ende desselben lag weiter abwärts isolirt) und setzte sich in directe Verbindung mit dem vordern Theil der untersten Bogenfurche.

Digitized by Google

Die obere oder longitudinale Hauptfurche beginnt ähnlich wie beim Hund, d. h. weit vor (bez. unter) der Kreuzfurche, 2—5 mm von der vordern Hauptfurche entfernt, umkreist dieselbe und geht in einem rückwärts zugespitzten Bogen bis nahe an den obern Rand. Von dem hintern Winkel dieses Bogens erstreckt sich dann der sagittale Theil parallel dem obern Rande nach hinten und bildet meistens zwei medianwärts leicht convexe Bogen. So verhält es sich in manchen Fällen (Fig. 23). Im Uebrigen aber herrschen auch hier, wie bei dem Hunde, die zahlreichsten Abweichungen. Es besteht nämlich häufig der vordere Theil nur aus einer die Kreuzfurche lateralwärts in flachem Bogen umziehenden Furche, und der hintere Theil ist dann vorn gabelförmig gespalten in wechselnder Weise (Fig. 28, 29).

Diese Form ist so häufig, dass man sie fast mit LEURET[1]) als die gewöhnliche hinstellen kann.

In andern Fällen sieht man den vordern Theil nach hinten mit dem lateralen Gabelzweige in oberflächlicher oder tieferer Verbindung (Fig. 30), und in noch andern Fällen erscheint dieser laterale Gabelzweig mit dem vordern Furchentheil vollständig verschmolzen und dagegen durch eine vollständige oder verborgene Brücke von der übrigen Furche getrennt (Fig. 26). — Der hintere sagittale Theil der Furche erscheint in zwei fast gleich stark vertretenen Hauptformen: entweder ununterbrochen als eine Furche, die parallel dem obern Rande liegt und dann mit einer nach oben gerichteten Ausbuchtung umbiegt, um jetzt parallel dem hintern Rande zu verlaufen, — oder die Furche ist in zwei Furchen mehr oder weniger vollständig getheilt durch eine trennende Brücke, die dem vordern Theil jener Ausbuchtung entspricht (Fig. 28, 29). An diesem Orte findet sich auch bei ununterbrochener Furche fast stets eine seichtere Stelle, während sonst die Furche 3—4 mm tief ist. Es ist dieses somit ein weiterer zu dem oben angeführten Beweis von der Wichtigkeit der Kenntniss der Furchentiefen.

Im Uebrigen weichen die einzelnen Theile der obern Hauptfurche noch ab durch verschiedene Ausbuchtungen und das hintere Ende mündet bisweilen (Fig. 30) mit einer Umbiegung nach vorn in den hintern Schenkel der lateralen bogenförmigen Hauptfurche[2]).

[1]) LEURET a. a. O. Pl. V Fig. 1—3. Die Furche liegt hier so senkrecht, wie ich sie bei keinem meiner Hirne fand.

[2]) Von OWEN wird dieser hintere Theil als besondere Furche angeführt pag. 117) und medilateral sulcus (10) genannt.

Digitized by Google

Zu beachten wäre vielleicht noch, dass der Vereinigungspunkt zwischen vorderem und hinterem Theil der oberen Hauptfurche nicht, wie bei den Hunden, über der Mitte des Balkens und über der Fissura Sylvii liegt, sondern bedeutend mehr vorn.

Es folgt endlich die Betrachtung der der untersten Bogenfurche homologen Furchung, die in der That wohl stets, wie LEURET angibt, aus zwei gesonderten Furchen, einer vordern und einer hintern besteht, die im Einzelnen aber sehr verschiedene Formen zeigen. — Die hintere dieser Furchen liegt senkrecht, dem hinteren Schenkel der mittleren Bogenfurche einigermassen parallel und zeigt meistens einige Biegungen. Oft ist das obere Ende gegabelt (Fig. 29) oder vor- oder rückwärts umgebogen (Fig. 24).

Die vordere Furche hält sich in Lage und Richtung im Allgemeinen mitten zwischen Fissura Sylvii und dem vordern Schenkel der lateralen bogenförmigen Hauptfurche und schickt zuweilen eine tiefe Nebenfurche rück- abwärts, die sich auch wohl oberflächlich bis in die Fossa Sylvii erstreckt (Fig. 24, 30, 29).

Wie oben schon erwähnt, vereinigte sie sich in einem Fall (Fig. 29) mit der untern Hauptfurche.

Die Tiefe der hintern und vordern Furche ist gegen 3 mm, also bei weitem nicht so bedeutend, wie bei den Hauptfurchen. Auch OWEN nennt sie an mehreren Stellen »secondary fissures«.

Von weiteren, secundären Furchen ist eigentlich nur die eine zu nennen, die auf der medialen Fläche zwischen dem obern Rande und dem hintern Theil der medialen Hauptfurche liegt; sie ist von wechselnder Länge, erstreckt sich auch öfters auf die untere Fläche hinab und zeigt nur 1—2 mm Tiefe (OWEN's »marginal sulcus« [6]).

Im Uebrigen zeigen sich noch seichte Eindrücke an der medialen Fläche vor dem Balken und vor und hinter der Kreuzfurche; ferner auf der lateralen Fläche hinter der letzteren, und einige schwache zuweilen hinter und über der obern Hauptfurche.

In einem einzigen Falle zeigte sich eine Einkerbung des obern Hirnrandes über der Mitte des Balkens, aber ohne Zusammenhang mit der medialen Hauptfurche. OWEN gibt auf seiner Abbildung der medialen Seite des Hirns der Katze (pag. 116) noch am hintern Ende eine mit 13 bezeichnete Furche (lambdoidal s.) an, die ich aber bei keinem einzigen Katzenhirn gefunden habe.

Digitized by Google

Entwicklung der Furchen des Katzenhirns.

Für die Entwicklungsgeschichte liegen mir zunächst vier, vielleicht eben lebensfähige Fötus vor. Das Grosshirn hat bei ihnen bereits seine charakteristische Gestalt und ist frisch gemessen circa 18 mm lang (Fig. 31—35).

Die Riechkolben sind schon im Haupttheil deutlich abgesetzt, dagegen ist der Lobus hippocampi noch theilweise ungetrennt von dem übrigen Hirnmantel. Die Grenzfurche desselben erstreckt sich nämlich entweder nur wenig auf die untere Fläche oder nicht einmal bis an den hintern Rand hinan. Sie ist stets seicht und senkt sich gewöhnlich sehr wenig hinab, so dass der Lobus hippocampi in der Seitenansicht noch sehr umfangreich erscheint.

Die Sylvische Grube ist sehr unbedeutend und besteht nur in einem ganz flachen Eindruck oder einer Einkerbung am obern Rande der Grenzfurche (Fig. 35).

Von eigentlichen Furchen sehen wir auf der lateralen Fläche die Anlagen der drei Hauptfurchen und zuweilen die erste Andeutung des vordern Theiles der untersten Bogenfurche.

An der medialen Fläche tritt uns die mediale Hauptfurche in ihren beiden getrennten Theilen entgegen (Fig. 32).

Die beständigste Anlage ist, wie beim Hunde, die der lateralen Hauptfurche, die in schwachem Bogen leicht vor- abwärts geneigt ist und schon bis 1,5 mm tief sein kann. Sie entspricht der grössten vordern Hälfte des horizontalen Theils der vollendeten Furche.

Die erste Anlage der obern oder longitudinalen Hauptfurche zeigt sich um diese Zeit meist länger aber auch seichter als die vorige; ihr tiefster Theil ist vorn und sie scheint sich sehr schnell nach hinten zu verlängern. Sie entspricht aber nicht wie beim Hunde, dem vordern bogenförmigen Theil, sondern, wie die Lage über der Fossa Sylvii schon andeutet, der vordern Abtheilung des hintern sagittalen Theils. Es ist das eine wichtige Thatsache, über die wir unten mehr zu sagen haben. Gleichzeitig freilich bemerkt man zuweilen weiter vorn, lateralwärts von der Kreuzfurche, auch die vordere Abtheilung zart angelegt, ja vermag im einzelnen Falle schon die Neigung zum Zusammenfluss beider Abtheilungen zu erkennen (Fig. 34). Aber immer scheint diese Anlage flacher, also wohl später entstanden zu sein.

Von der medialen Hauptfurche ist der vordere Theil (Kreuzfurche) eine nicht sehr tiefe Furche, die aber in einem breiten und

Digitized by Google

tiefen Eindruck des oberen oder richtiger des vorderen Randes gelegen ist. Von dem hinteren Theil sieht man eine gegen 2 mm tiefe schon gut entwickelte Anlage.

An den Hirnen neugeborner Katzen sind alle Furchen in allen Hauptzügen schon vollständig angelegt und die früher erwähnten nicht seltenen durchgreifenden Abweichungen also auch schon vollständig bemerklich. Dagegen sind die andern Abweichungen, die sich in kleinen Seitenkerben, in secundären Furchen und Eindrücken zeigen, noch wenig ausgebildet (Fig. 36—37).

Die Fissura Sylvii ist bei der neugebornen Katze 5—6 mm lang und $2^1/_2$—3 tief. — Die vordere Hauptfurche ist bereits 3 bis 4 mm tief und 8 mm lang, während der vordere Theil der medialen Hauptfurche selbst bis zu 5 mm Tiefe erreicht. Der mittlere Theil der lateralen Hauptfurche ist gegen 4 mm tief, während die secundäre Furche an der medialen Fläche erst eben angelegt ist.

Die Grenzfurche des Lobus hippocampi zeigt schon denselben Verlauf wie beim ausgewachsenen Hirn.

Nach allen diesen Betrachtungen müssen wir also mit LEURET die Unterbrechung der untersten bogenförmigen Furche und der medialen Hauptfurche als typische Eigenthümlichkeiten des Katzenhirns gegenüber dem Hundehirn bezeichnen. Doch ist letztere einerseits nicht immer vorhanden, wie wir gesehen haben, obgleich LEURET die Furche ausdrücklich als »jamais interrompu« bezeichnet, und anderseits dürfen wir nicht vergessen, dass beide typische Eigenthümlichkeiten auch zuweilen beim Hunde sich finden. Wir würden weiterhin auch noch die Neigung zur Unterbrechung im vordern und hintern Theil der obern longitudinalen Hauptfurche als charakteristisch anführen müssen, obgleich nach der eben angegebenen Häufigkeit weder die hintere eine »gewöhnliche« genannt werden kann, wie LEURET meint, noch auch die vordere so häufig ist, dass sie schlichtweg als eigentlicher Typus hingestellt werden kann, wie LEURET und OWEN in Bild und Wort es thun.

Es ist aber ein entschiedenes Missverständniss, wenn LEURET meint (Atlas pag. 10), dass seine circonvolution sus-orbitaire nach hinten nicht immer abgetrennt sei; er hat eben die so weit nach vorn gelegene vordere Hauptfurche für den Sulcus olfactorius gehalten.

Digitized by Google

Auch Owen sieht sie entschieden als Sulcus olfactorius an und verfällt so in die Inconsequenz, die Bezeichnung *n'* (superfrontal fold) bei der Katze hinter die Furche, beim Hunde vor dieselbe zu setzen, während doch über die Homologie der Furche bei diesen Thieren kaum ein Zweifel sein kann.

Richtig ist es ferner auch, was Leuret anführt, dass zwischen den hintern Enden der obern und der lateralen Hauptfurche sich nicht, wie bei den Hunden, eine secundäre Furche befinde. Man könnte höchstens die in Fig. 30 vorhandene ungewöhnliche Furche als homolog ansprechen.

Was die Entwicklung der Furchen am Katzenhirn betrifft, so möge nur von Neuem wieder der Blick darauf gerichtet werden, dass die ersten Furchenanlagen in der That den constantesten und tiefsten Furchentheilen des erwachsenen Hirns entsprechen, und dass erst im weiteren Verlaufe mehr und mehr Verschiedenheiten auftreten. Es möge daneben aber auch sehr beachtet werden, dass es nicht immer die homologen Theile einer Furche sind, die bei verschiedenen Carnivoren sich zuerst zeigen.

Felis pardalis.

Ein Hirn von Felis pardalis besitzt das Kieler zoologische Museum. Dasselbe ist auf den ersten Blick als Katzenhirn zu erkennen und besitzt alle die Eigenthümlichkeiten, die dieses im Allgemeinen vom Hundehirn unterscheiden.

Die Fossa Sylvii ist etwa in 45° geneigt, gegen 12 mm lang und birgt in der Tiefe keine »Insel«. Die Grenzfurche des Riechkolbens und des Lobus hippocampi bietet nichts Besonderes. Die vordere senkrechte Hauptfurche (bis 7 mm tief) liegt mit ihrem obern Ende ganz auf der vordern Fläche des Hirns. Die laterale Hauptfurche hat wie bei der Katze einen kurzen vorderen Schenkel.

Von der oberen longitudinalen Hauptfurche ist das vorderste, die Kreuzfurche umkreisende Stück isolirt, und nur rechts oberflächlich nach hinten verbunden. Die beiden vorderen Gabelenden des sagittalen Stücks gehen quer lateral- und schräg median- vorwärts.

Auch das hinterste Ende variirt: rechts ist es isolirt, hat

Digitized by Google

eine Nebenkerbe und steht oberflächlich mit der lateralen Hauptfurche in Zusammenhang, links steht es geschlängelt mit der übrigen Furche in Verbindung.

Die beiden der untersten Bogenfurche homologen Furchen passen sich vollständig der Beschreibung bei der Katze an, nur dass sie länger sind (Tiefe über 6 mm).

Ein Sulcus olfactorius fehlt fast ganz. — Von der medialen Hauptfurche verläuft das vordere Ende ebenfalls horizontal und sehr weit vorn (Tiefe gegen 10 mm); der hintere getrennte Theil und die secundäre darüber liegende Furche verhalten sich wie bei der Katze.

Felis pardus, F. leo, F. tigris, F. jubata.

Ein ähnliches vollständig übereinstimmendes Verhalten scheint der Panther (Felis pardus L.?) zu bieten, von dem LEURET (Pl. V) eine Abbildung liefert, die freilich, wie er selbst zugibt, nach einem Hirn gemacht ist, an dem die Häute nicht abpräparirt waren. Zu erwähnen wäre vielleicht nur, dass die beiden Abtheilungen der untersten Bogenfurche nicht so hoch hinauf gehen.

Ausserdem wird von LEURET auf derselben Tafel noch das Hirn eines Löwen in Scheitel- und Seitenansicht abgebildet. In der Beschreibung wird gesagt, dass der Löwe (nach der Untersuchung mehrerer Hirne) ein vollständiges und deutliches Katzenhirn habe, das sich aber von dem Hirn der Hauskatze etwa so unterscheide wie ein Hundehirn vom Fuchshirn, d. h. statt der einfachen geraden Furchenlinien zahlreiche Ausbuchtungen und Eindrücke an denselben zeige. Diese Behauptung wird auf's deutlichste durch die Abbildungen bewiesen. Eine eingehende Beschreibung derselben dürfte aber nach diesen allein, so vorzüglich und genau sie auch gemacht sind, nicht möglich sein, am wenigsten in der begonnenen Weise, doch sieht man, dass sich die Kreuzfurche normal verhält, dass die laterale, bogenförmige Hauptfurche weit hinab reicht und linkerseits am obern hintern Winkel eine Trennungsbrücke wie bei einzelnen Katzen zeigt, dass der vorderste sagittal-bogenförmige Theil der obern Hauptfurche nur rechts isolirt ist, während es mit dem hintersten Theil nur links der Fall ist. Der hintere Theil der untersten Bogenfurche scheint ungewöhnlich stark nach vorn und oben verlängert und um die Fossa Sylvii gebogen zu sein.

Ein Hirn eines jungen Löwen ist ausserdem noch von TIEDE-

Digitized by Google

MANN [1]) abgebildet. Da man damals jedoch wenig Gewicht auf die Furchungen legte, bieten uns die Abbildungen sehr wenig Anhalt.

Ferner steht mir noch das Hirn eines neugebornen Tigers zu Gebot, das freilich, da es bei der Herausnahme sehr weich war, etwas gelitten hat.

Das Interessanteste ist hier zunächst, dass an der einen Seite eine vollständige und deutlich gekielte »Insel« existirt von 2,6 mm Ausdehnung. Im Uebrigen wäre zu bemerken, dass die mediale, die vordere und die laterale Hauptfurche in der Hauptsache bereits angelegt sind und nichts Abweichendes zeigen.

Der vorderste Theil der obern Hauptfurche ist isolirt, von dem hintersten isolirten Theil dagegen sind nur erst ein oder zwei seichte Eindrücke wahrnehmbar.

Die Theile der untersten Bogenfurche zeigen schon den Grundplan in einfachsten Linien.

Endlich ist in sehr früher Zeit schon von OWEN (vergl. oben pag. 212) das Hirn von Felis jubata als Typus eines grösseren Katzenhirns beschrieben und abgebildet, doch vermag ich leider sehr wenig daraus zu entnehmen. Wir haben nämlich in diesen Abbildungen ein recht deutliches Beispiel davon, dass ein Gegenstand nach den Vorstellungen des Zeichners und nach künstlerischen Gesichtspunkten recht gut dargestellt sein kann, während es für anatomische Zwecke doch nur eine höchst ungenügende Leistung bleibt. Das Verhalten des vordern Theils der obern Hauptfurche, des mittleren Theils der lateralen Hauptfurche, der Fossa Sylvii und anderer wichtiger Theile lässt sich z. B. aus den Abbildungen durchaus nicht ersehen und wird auch, für die uns vorliegenden Zwecke wenigstens, in der Beschreibung vernachlässigt.

Als bemerkenswerth fällt übrigens in die Augen, dass der »supercallosal sulcus« d. i. der hintere isolirte Theil der medialen Hauptfurche sich mit dem vordern Ende bis auf die obere Fläche hinauf erstreckt und dass eine wenn auch flache, doch deutlich ausgeprägte Furche zwischen der hintern Abtheilung der obern Hauptfurche und dem obern Rande der Hemisphäre liegt.

---

[1]) TIEDEMANN. Icones cerebri simiarum et quorundam mammal. rariorum 1821. — Tab. III Fig. 3—5.

Digitized by Google

Das wäre Alles, was sich, so weit ich die Literatur kenne, bis jetzt über die Furchung des Hirns der Katzen sagen lässt. Leuret stellt aber in dieselbe Gruppe auch die Hyänen, obgleich über dieselben kein Wort weiter gesagt wird. Ich werde deshalb hier sogleich ein Hyänenhirn beschreiben, das sich im Kieler zoologischen Museum befindet und der

Hyaena striata L. (Fig. 39—41)

angehört. Die Fissura Sylvii erscheint als eine über 20 mm lange schräg rückwärts aufstrebende Furche, von der links eine Kerbe rück- abwärts geht. Eröffnet man jedoch die Furche, so zeigt sich ein eigenthümliches beiderseits ziemlich verschiedenes Verhalten. An der linken Seite ist die Fissura Sylvii nur im oberen Drittel eine wirkliche Furche; in dem untern Theil bemerkt man einen dreieckigen Wulst mit nach oben gerichteter Spitze, der von unten her von einer wirklichen kurzen Fissura Sylvii eingeschnitten wird. Dieser einer »Insel« gleichende Theil geht mit dem hintern Rande unterhalb der oben erwähnten Kerbe allmälig in die Manteloberfläche über, während der obere Theil sich mehr in die Tiefe begibt, ebenso wie auch der ganze vordere Rand stark in die Tiefe versenkt ist.

Auf der rechten Seite sieht man nur einfach in dem untern breiteren Furchenraum an der hintern Furchenfläche einen leichten Wulst sich vor- abwärts erstrecken.

Etwas weiter vorn, in der oben sogenannten vordern Randfurche der Fossa Sylvii, findet sich noch eine nach oben gerichtete Kerbe.

Ich bin überzeugt, dass man dies eigenthümliche Verhalten so aufzufassen hat, dass links die vordere Furchenfläche und die vor der scheinbaren »Insel« stark nach vorn einschneidende Furche homolog sind dem vordern Theil der untern Bogenfurche, die hier im Uebrigen fehlt. Ebenso würde auf der rechten Seite demselben der obere Theil der Fossa Sylvii oberhalb des kleinen Wulstes entsprechen.

Die mediale Hauptfurche ist auf der obern Fläche bei weitem nicht so weit vorn gelegen wie bei den Katzen, sondern nimmt fast dieselbe Stelle ein, wie bei den Hunden; sie weicht von der queren Richtung etwas nach vorn ab. Ihr Verlauf auf der medialen Fläche ist wie bei den Hunden ein ununterbrochener, dagegen liegt sie auf der untern Fläche, wie bei den Katzen, ziemlich nahe am Balken,

Digitized by Google

erstreckt sich auch nicht sehr weit vorwärts. Eigenthümlich ist auch eine von der vordern Umbiegungsstelle aus vor- abwärts gerichtete Einkerbung.

Die vordere und die laterale bogenförmige Hauptfurche, die beide wieder sehr tief sind, halten in Lage und Gestalt etwa die Mitte zwischen Hund und Katze. Von der untersten Bogenfurche ist scheinbar nur der hintere Theil vorhanden und zwar in ziemlicher Länge, einerseits sogar oben vorwärts umgebogen: dass der vordere Theil noch gewissermassen in der Fossa Sylvii nachzuweisen sei, wurde oben ausgeführt. Die obere Hauptfurche ist beiderseits sehr ähnlich, obgleich sich links doch durch eine seichte Stelle eine Trennung des bogenförmigen von dem sagittalen Theile kennzeichnet. Der letztere reicht nur bis nahe vor den hintern Rand. Die ganze Furche gleicht somit weit mehr der der Hunde. — Ein Sulcus olfactorius ist vorhanden.

Von »secundären« Furchen befinden sich drei an der medialen Fläche; die tiefste ist horizontal und liegt noch am hintern Rand (also ähnlich wie beim Hund), die andre liegt weiter vorn und ein dritter Furchencomplex liegt vor dem Balken.

Rückblick.

So lässt sich auch hier schon für die Familie der Katzen der Schluss ziehen, dass sie mit vollem Rechte auch in Betreff des Grosshirns zu einer und derselben wohl charakterisirten Gruppe gehören. Alle Katzenhirne gleichen einander sehr in den allgemeinen Formverhältnissen, aber auch in den Furchungen. Die Furchen zeigen einerseits eine gewisse Uebereinstimmung mit denen der Hunde, anderseits aber auch charakteristische Unterschiede (s. oben p. 211); doch können diese letzteren von Seiten der Katzen sowohl wie der Hunde mehr oder weniger zurücktreten.

Ueber die Unterschiede zwischen den Gattungen Felis und Hyaena dürfte es kaum gestattet sein nach einem einzigen Hyänenhirn zu urtheilen. Will man es aber wagen, so wären als Eigenthümlichkeiten der Hyäne der ununterbrochene Verlauf der medialen Hauptfurche und die oberflächliche Verbindung des vordern Theils der untersten Bogenfurche mit der Fissura Sylvii zu erwähnen, sowie die Kürze und geringe Tiefe des hintern Theils der oberen Hauptfurche. —

Digitized by Google

Was die Entwicklung der Furchen angeht, so bieten sich einige recht auffallende Thatsachen dar, wenn wir den Vergleich mit dem Hunde anstellen.

Zwar gehören auch hier die vordere und die laterale Hauptfurche zu den ersten Furchen der convexen Seite; während aber zu ihnen sich beim Hunde die vordere neben der Kreuzfurche gelegene Abtheilung der obern Hauptfurche gesellt, ist es bei der Katze der hintere rein longitudinale Theil, den wir zuerst entstehen sehen; erst später folgt der vordere Theil nach und dann auch sogleich der vordere Theil der untersten Bogenfurche.

Es ist das ein Punkt, der ganz besonders zu beachten ist, da er von der allgemeinen Regel vollständig abweicht.

Die Furchentheile, die wir als vordere Abtheilung der oberen Hauptfurche beim Hund und bei der Katze bezeichnet haben, wird wohl Niemand Anstand nehmen als morphologisch homolog zu bezeichnen; sie haben beide die gleiche Gestalt und beide umkreisen sie die Kreuzfurche, die wir doch auch bei beiderlei Hirnen als homolog erachten müssen; dennoch bildet sich bei der Katze nicht dieser Theil, sondern der hintere Furchentheil zuerst aus. — Zur Anbahnung eines Verständnisses dieser Abweichung mag darauf hingewiesen werden, dass die Kreuzfurche und die sie umgebenden Furchen alle bei der Katze nach vorn gerückt erscheinen, so dass über den Haupttheil der lateralen Hauptfurche beim Hunde die vordere Abtheilung, bei der Katze die hintere Abtheilung der oberen Hauptfurche zu liegen kommt. Es ist ja möglich, dass beide Thatsachen in näherer Beziehung zu einander stehen — erwiesen ist es vorläufig aber noch nicht.

---

3) Familie der Bären (Ursina und Mustelina).

Fig. 42—54.

In seiner fünften Gruppe fasst Leuret die Hirne der Ursina, Mustelina und der Viverrina mit Ausschluss der Herpestes zusammen und bemerkt, dass die »Civette« (Viverra civetta Buff.) einen Uebergang zwischen den beiden Gruppen der Bären und der Hunde bilde, denn sie zeige nur eine theilweise Trennung der ersten beiden Windungen, d. h. also: es existire nur der hintere Theil unserer untersten Bogenfurche. Es wäre das also ein Verhalten, ganz ähnlich dem der Hyäne.

Digitized by Google

Alle übrigen Thiere dieser Gruppe sollen nach LEURET nur drei ungetheilte Windungen haben.

Wir werden am besten thun, zunächst die LEURET'sche Gruppirung anzunehmen und beginnen die Beschreibung mit den kleinsten und einfachsten Formen, den Hirnen von

Mustela.

Es liegen mir hierzu Hirne vor von M. foina L., M. martes L. und M. putorius L. (Fig. 42—43: M. putorius L.).

Die Fissura Sylvii ist stets eine einfache Furche, die den Mantel nach vorn hin etwas unterhöhlt; die mit ihr zusammenhängenden Grenzfurchen des Riechkolbens und des Lobus hippocampi verhalten sich wie beim Fuchse.

Die mediale Hauptfurche entspricht ganz der des Fuchses (auch in der Lage), nur dass sie näher am freien Rand der Hemisphäre liegt, und dass ihr vorderes Ende *S*förmig gebogen und sehr lang ist; auch die vordere Hauptfurche zeigt nur die Besonderheit, dass sie bei M. foina und M. martes nicht so hoch hinauf geht.

Im Uebrigen sieht man auf der lateralen Fläche zwei ziemlich concentrische Bogenfurchen, deren Homologien auf den ersten Blick nicht so ganz ausser Zweifel sind. Man weiss nicht recht, ob es die unterste Bogenfurche, oder die obere Hauptfurche der Hunde und Katzen ist, die hier fehlt. Bei genaueren Vergleichen wird man sich aber bald überzeugen, dass die vorhandenen Furchen der lateralen und der oberen Hauptfurche entsprechen. LEURET, Atlas pag. 11, sieht in der obersten der drei Windungen die dritte und vierte Windung der Hunde und Katzen, hält die beiden Furchen also für die laterale Hauptfurche und unterste Bogenfurche.

Die erstere bildet einen ziemlich unveränderlichen und grösstentheils sehr tiefen Bogen mit einem vordern längern und einem hintern kürzeren Schenkel. Der höchste Punkt ist ein vor- aufwärts gerichteter Winkel, von dem meist noch eine Kerbe ausgeht.

Die obere Hauptfurche ist der des Fuchses sehr ähnlich, das vordere Ende des sagittalen Theils liegt jedoch viel weiter hinten, über oder hinter der Mitte des Balkens. Von hier aus verläuft der vordere Theil gabelförmig mit einer kurzen Furche median- vorwärts, mit einer längeren lateral- vorwärts.

Letztere, stets sehr tief, ist bei M. putorius eine nur leicht

Digitized by Google

gebogene Furche, bei M. martes ist sie dagegen stark buchtig und bei M. foina nahezu rechtwinklig gebogen.

Der hintere sagittale Theil der obern Hauptfurche ist von wechselnder Gestalt. Bei M. putorius am einfachsten, verläuft er gerade oder nur am hintern Ende etwas lateralwärts gekrümmt. Desgleichen zuweilen bei M martes, wo er ebenso wie bei M. foina gewöhnlich mit der »hintern Furche« oberflächlich zusammenfliesst und somit scheinbar einen langen hintern Schenkel hat.

Diese hintere Furche liegt ziemlich senkrecht und parallel dem hintern Schenkel der lateralen Hauptfurche. Bei M. putorius ist sie nur in einem seichten Eindruck angedeutet.

»Secundäre« Furchen finden sich ausserdem noch: auf der lateralen Fläche eine leicht gebogene sagittale vor der Kreuzfurche, auf der untern Fläche eine mässig tiefe, parallel und zwischen dem untern Ende der medialen Hauptfurche und dem Rand der Hemisphäre; an der medialen Fläche eine kleine gebogene Furche vor dem Balken. Bei M. foina L. bildet LEURET noch eine secundäre Furche ab, die leicht gebogen ist und parallel dem obern Rand liegt, da wo er in den hintern übergeht.

Interessant ist auch, dass der Sulcus olfactorius bei diesem kleinen Hirn lang und sehr tief ist.

Von diesen Mustelina gibt LEURET in seinem Atlas nur die Scheitel-Ansicht vom »Furet« (M. furo L.?), ohne besondere Bemerkungen daran zu knüpfen.

OWEN (Fig. 87) bildet ebenfalls eine Scheitelansicht ab und zwar vom »Stoat (putorius)«, bringt meiner Ansicht nach aber nur eine Wiederholung der LEURET'schen Abbildung des »Furet«. Das Auffallendste dabei ist aber die Deutung dieser Abbildung. Denn OWEN sieht unsere laterale Hauptfurche als Fissura Sylvii an und behauptet, dass bei »Putorius« ausser dem vor der Kreuzfurche gelegenen frontal tract nur noch zwei andre gyri existiren, die er medial und sylvian tract nennt. Das kann wohl nur ein böser Missgriff sein, denn wenn OWEN wirklich M. putorius meint, so habe ich oben die Sache an dessen Hirn ganz anders beschrieben; ist aber, wie ich glaube, die Zeichnung von LEURET entlehnt (es scheinen mir noch mehrere der folgenden Abbildungen von LEURET entlehnt zu sein) und betrifft M. furo L., so hat OWEN eben nur die Abbildung angesehen und nicht die Beschreibung, in

Digitized by Google

der LEURET (I. pag. 380—383 — und Planches. pag. 11) mehrfach ausdrücklich sagt, dass alle Marder und so auch das »Furet« drei äussere Windungen besitzen.

Jedenfalls ist OWEN's Deutung der Furchung des Marderhirns eine unrichtige.

Auffallen muss es auch, wenn wir in Fig. 87 dieselbe einfache Furche des »stoat« als ein Homologon der beiden wichtigen Furchen des Nasua mit 8 und 11 bezeichnet sehen.

Lutra.

Von dem Hirn der Fischotter hat LEURET drei Ansichten (Pl. VI. 1—3). — Ich gebe zunächst die Beschreibung des Hirns aus dem Kieler Zoolog. Museum (Taf. XV Fig. 45). Auf den ersten Blick sieht man, dass die Furchung hier viel ausgedehnter als bei den Mardern ist und dass nicht alle Hauptfurchen sogleich als solche zu erkennen sind.

Die Fissura Sylvii ist stark nach hinten geneigt, lang und sehr tief (8 mm) und hat eine rückwärts laufende Furchenfläche. Die Grenzfurche des Riechkolbens ist ebenfalls recht tief, die des Lobus hippocampi dagegen flach und kurz, so dass sie nicht, wie sonst, mit einem tiefen Theil endet.

Die Kreuzfurche schneidet den obern Rand etwa über der hinteren Grenze des vordern Viertels des Balkens ein und verläuft auf der obern Fläche in einem median- vorwärts convexen Bogen. Auf die mediale Fläche sich ohne Unterbrechung fortsetzend (auf der LEURET'schen Abbildung ist dies nicht der Fall), liegt die mediale Hauptfurche nahe am obern Rande, verläuft sonst aber hier und auf der untern Fläche fast ganz wie bei Fuchs und Hund. Ihre Tiefe ist im Anfang eine bedeutende, bis gegen 10 mm. — Nicht viel weniger tief ist die vordere Hauptfurche, die auch ziemlich tief in die Grenzfurche des Riechkolbens einmündet und deren oberes Ende nach vorn umgebogen ist.

Der Sulcus olfactorius ist eine deutliche Furche.

Von den Furchen der lateralen Fläche ist nur eine einzige deutlich ausgeprägt, die wir wohl als laterale Hauptfurche ansprechen müssen. Ihr hinterer Schenkel ist parallel der Fissura Sylvii, nur 5 mm von ihr entfernt, der vordere, doppelt so lange, reicht fast bis an die vordere Hauptfurche, besitzt einige Schlängelungen

Digitized by Google

und drängt sich mit seinem mittleren Theil bis unmittelbar an die Fissura Sylvii heran; der obere vordere Theil ist der tiefste (8 mm), der hintere Schenkel ist viel flacher und in der Tiefe abgesondert. Die Furchenfläche des vorderen Schenkels ist auffallend aufwärts gerichtet, so dass er in der Tiefe recht weit von der Fissura Sylvii entfernt ist. Von dem oberen zugespitzten Bogentheile geht eine an 9 mm lange tiefe Nebenfurche aufwärts.

Aus den übrigen Furchen der convexen Fläche sind die der obern Hauptfurche homologen Theile nicht sicher auf den ersten Blick herauszufinden, ein Resultat lässt sich hier überhaupt wohl nur erlangen, wenn man die einzelnen Furchen auf ihre Tiefe untersucht, bez. die fötale Entwicklung kennt.

Zunächst erkennt man eine um das laterale Ende der Kreuzfurche verlaufende mit der Concavität vor- aufwärts gerichtete Bogenfurche, die sich durch oberflächliche Verbindung mit einer andern Furche noch bedeutend nach hinten verlängert; sie ist 5—6 mm tief. Ferner sieht man neben der hintern Hälfte des obern Randes eine flache *S*förmige Furche, die ziemlich nahe bis an die Kreuzfurche ragt (5—6 mm tief). Beide Theile, die ich ansehen muss als die Homologa des vordern bogenförmigen und des hintern sagittalen Theiles der obern Hauptfurche, sind durch eine deutliche Brücke getrennt. Vom hintern Theil geht eine starke Nebenfurche abwärts, vor und parallel mit der obern Nebenfurche der lateralen Hauptfurche.

Die ganze obere Hauptfurche erscheint also in 2—3 Theile gegetrennt und bis auf das hinterste Ende bedeutend lateralwärts gedrängt.

Secundäre Furchen finden sich namentlich eine gezackte hinter dem obern Theil der Kreuzfurche, eine sagittale über dem hintern Theil der obern Hauptfurche, zwei längere senkrechte und mehrere kleinere vor und über dem vordern Schenkel der lateralen Hauptfurche; ferner liegt eine lange und etwas tiefere Furche vor und parallel dem hintern Rand; dieselbe verbindet sich rechts oberflächlich mit der obern Hauptfurche. Eine ähnliche Furche liegt auf der untern Fläche parallel und nahe an dem hintern Rand, ein klein wenig selbst auf die mediale Fläche übergreifend. Zwei weitere kleine Furchen liegen endlich noch vor dem Balken.

Digitized by Google

Die LEURET'schen Abbildungen stimmen fast ganz mit diesem Hirn überein, abgerechnet freilich die erwähnte Abtrennung der Kreuzfurche. Ueber das Verhalten des vordern Theils der obern Hauptfurche und der benachbarten Secundärfurche lässt sich leider aus der Abbildung nicht gar viel entnehmen.

Nasua und Procyon.

Der Bärenfamilie im engern Sinne angehörig liegen mir die Hirne von Nasua sp.? und von Procyon lotor vor (Taf. XV Fig. 44, 46—48).

Das Hirn eines »Coati« ist auch von LEURET und nach ihm von OWEN abgebildet und beschrieben. Die Verhältnisse sind hier verhältnissmässig einfach.

Die Fissura Sylvii ist lang und schräg und hat eine Furchenfläche, deren Höhlung nach vorn sieht. Die mediale Hauptfurche gleicht in Lage und Gestalt sehr der der Marder.

Ein Sulcus olfactorius ist vorhanden und ragt mit einem breit gabelförmigen Ende hoch hinauf. Die vordere Hauptfurche steht nach unten in keiner Verbindung mit der Grenzfurche; ihr oberes Ende mündet ein in eine kleine Längsfurche homolog der entsprechenden Furche der Marder. Bei OWEN trennt dieselbe den superfrontal (n^*) und den midfrontal (n'') fold. Während dies in Fig. 88 richtig gezeichnet ist, steht in Fig. 90 statt n^*: n^1.

Die laterale Hauptfurche ist ähnlich, wie bei Lutra gestaltet, nur ist sie oben breit abgerundet und zeigt hier zwei Kerben. Der vordere Schenkel ist ebenso wie dort in der Mitte oberflächlich stark zurückgedrängt, nur dass er nicht ganz so nah an die Fissura Sylvii reicht.

Mit der lateralen Hauptfurche parallel verläuft fast in ihrer ganzen Ausdehnung die obere Hauptfurche. Die Stelle, wo sie eine Nebenfurche median- vorwärts abschickt, liegt hinter der Mitte des Balkens. Wo die Furche zum hintern Schenkel abwärts umbiegt, macht sie eine Ausbuchtung nach hinten und hier findet man eine seichte Stelle. Die ungewöhnlich starke Ausbildung des hintern Schenkels ist somit auf die Verschmelzung mit der bei Lutra erwähnten entschieden homologen Furche zurückzuführen: ob diese der »hintern lateralen Furche« der Hunde entspricht, ist schwer zu entscheiden.

Eine dreistrahlige Furche liegt hinter dem Anfang der Kreuz-

Digitized by Google

furche, ein länglicher Eindruck vor dem hintern Hirnrande sowohl auf der lateralen als auf der unteren Fläche.

Der Waschbär endlich (Procyon lotor L.) (Fig. 46—48) gleicht in seinem Hirne auffallend der Fischotter. So ist die Fissura Sylvii jener sehr ähnlich; die Grenzfurche des Lobus hippocampi ist etwas tiefer. Die mediale Hauptfurche hat aber an der medialen Fläche den auffallenden Unterschied, dass ihr hinteres Ende ähnlich wie bei den Katzen von der eigentlichen Kreuzfurche getrennt ist; ausserdem liegt es hier näher dem obern Rande, und an der untern Fläche näher dem Balken.

Die vordere Hauptfurche ist wenig gebogen, mündet nur oberflächlich in die Grenzfurche des Riechkolbens und scheint am Ende gabelförmig getheilt, indem sie sich mit der erwähnten kleinen Längsfurche verbindet.

Der Sulcus olfactorius ist stark ausgeprägt und hat ebenfalls eine Nebenkerbe.

Die laterale Hauptfurche gleicht sehr der des Nasua, nur dass sie nicht so nahe an die Fissura Sylvii gedrängt ist. Ihr vorderes Ende mündet ausserdem in eine kleine Querfurche ein. — Aus den übrigen Furchungen lassen sich zunächst wiederum zwei Furchen herausnehmen, die entschieden die Homologa der beiden Theile der obern Hauptfurche sind und ebenso wie bei Lutra durch eine sehr breite Brücke getrennt sind.

Der sagittale hintere Theil beginnt erst hinter der Mitte des Balkens und schickt zwei tiefe Fortsätze medianwärts und lateralvorwärts; letzterer ist am Ende wiederum zweigetheilt, sein hinteres Ende ist hakenförmig umgebogen. Der vordere bogenförmige Theil ist ebenfalls wie bei Lutra, sendet aber von seiner Mitte eine ebenso tiefe Nebenfurche parallel dem vordern Ende der lateralen Hauptfurche nach hinten. Oder soll man lieber diese Nebenfurche als die eigentliche hintere Fortsetzung der Furche ansehen? Medianwärts von derselben liegen dann noch zwei Xförmige Furchungen, die untere senkrecht, die obere horizontal gerichtet.

Ursus.

Wir haben jetzt noch die eigentlichen Bären zu betrachten. Ausser den LEURET'schen, HUSCHKE'schen und MEYNERT'schen Abbildungen des Ursus arctos habe ich noch ein freilich nicht be-

Digitized by Google

sonders erhaltenes Hirn vom U. syriacus vor mir. Ich verdanke die Möglichkeit einer eigenen Untersuchung, die gerade hier von besonderem Interesse war, der Güte des Herrn Prof. Dr. REICHERT in Berlin. Ganz neuerdings habe ich noch durch die zuvorkommendste Freundlichkeit des Herrn Prof. Dr. GEGENBAUR in Heidelberg das Hirn eines Ursus arctos untersuchen können, wodurch denn alle etwa noch vorhandenen Zweifel endgültig gehoben worden sind.

Man erkennt bei LEURET deutlich die Uebereinstimmung der lateralen Hauptfurche, deren unteres Ende jedoch nicht sichtbar ist, mit demselben Theile bei den letztbetrachteten Thieren. Der hintere Schenkel der obern Hauptfurche scheint sehr stark nach unten verlängert und ebenso scheint sich das vordere Ende ununterbrochen gegen die vordere Furche hin zu erstrecken. Doch lässt sich dieses ohne Eingehen in die Furchen kaum sicher behaupten. Auf den ersten Blick möchte man fast vermuthen, dass beim Bären die unterste Bogenfurche und die laterale Hauptfurche vorhanden sind, während die obere fehlt oder vielmehr in viele Theile zersprengt ist. Wenn man nur das Fuchshirn zum Vergleich heranzieht, so scheint jene Vermuthung noch mehr gerechtfertigt. Ein Vergleich mit Lutra und Nasua und eine Untersuchung der Furchentiefen schützt aber vor diesem Irrthum.

Ueber das Verhalten der Kreuzfurche finde ich bei LEURET Nichts angegeben, während OWEN (p. 112) in den kurzen Worten, die er dem Bärenhirn widmet, ihrer Erwähnung thut; bei HUSCHKE erkennt man sehr schön dasselbe Verhalten, das ich gleich zu erwähnen habe und ebenso wage ich es nicht, nach der blossen Abbildung über die kleineren Furchen der oberen Fläche etwas Näheres zu sagen. Die vordere Hauptfurche gleicht sehr der von Nasua und Lutra.

An dem Hirne des U. syriacus fand ich nun die Fissura Sylvii und die drei Hauptfurchen der lateralen Fläche fast genau wie in LEURET's Atlas, musste freilich sehr bedauern, dass die Weichheit des Präparates es nicht gestattete, zur Ermittelung der Tiefen in die Furchen einzugehen. Aber einen wesentlichen Punkt konnte ich doch aufdecken: das Verhalten der medialen Hauptfurche. Etwas vor dem vordern obern Winkel der obern Hauptfurche erstreckt sie sich nämlich auf die obere Fläche hinauf, jedoch nicht anders als ein kleiner Einschnitt. Ausserdem aber entsteht etwas davor auf

Digitized by Google

der medialen Fläche eine neue Furche, die etwa 1 cm vor jenem Einschnitt ebenfalls die obere Fläche erreicht und nun mit bedeutender Tiefe und leichten Schlängelungen fast quer lateralwärts bis nahe an das Ende der oberen Hauptfurche verläuft. Am medialen Theil befindet sich eine vorwärts gerichtete Nebenzacke.

Diese mächtige Furche könnte Zweifel in der Deutung erregen; wenn man aber erwägt, dass sie sehr tief ist, also wohl eine frühangelegte wichtige und somit auch bei andern Thieren vorkommende Furche sein muss, dass ferner in dieser Gegend in ganz ähnlicher Form die Kreuzfurche verläuft bei den nahverwandten Nasua und Lutra, so kann man wohl nicht anders, als sie ebenfalls als Kreuzfurche bezeichnen, d. i. als mächtig entwickelten am obern Hirnrande abgesprengten vordern Theil der medialen Hauptfurche. — Es ist demgemäss auch auf LEURET's Abbildung die vor dem vordersten *A* gelegene Furche als Kreuzfurche anzusehen, obgleich sie nicht bis an den obern Hirnrand hinanzureichen scheint. Das Heidelberger Hirn vom Ursus arctos schliesst sich vollständig dieser Beschreibung an. Es scheint bis auf die kleineren Furchen ganz mit der LEURET'schen Abbildung übereinzustimmen.

Von besonderem Interesse ist es noch, auf HUSCHKE's Darstellung zu sehen, dass linkerseits die obere Hauptfurche am vordern obern Winkel gesprengt ist, dass also der vordere um die Kreuzfurche bogenförmig gelegene Theil wie bei anderen Hirnen von dem hintern Theil getrennt ist. Wir haben damit eine Annäherung an Lutra.

OWEN trennt den über der obern Hauptfurche gelegenen Theil noch in zwei Abtheilungen (*l* und *m*). Die hier gelegenen secundären Furchen sind aber zu unbedeutend und wechselnd, um mehr als die allgemeine Neigung zu solcher Trennung anzuzeigen. Freilich setzt OWEN auch bei den einfachsten Hirnen (stoat) schon *l* und *m* nebeneinander.

Die von MEYNERT gegebene Deutung der Furchen des Bärenhirns muss ich nach Obigem für unrichtig erklären.

Genetta.

Von den Viverrina kann ich das Hirn von Genetta tigrina Gray besprechen (Fig. 49—51).

Die Fissura Sylvii ist eine einfache schräge Furche; die Grenzfurche des Lobus hippocampi scheint fast ganz zu fehlen.

Digitized by Google

Die Kreuzfurche an der oberen Fläche fehlt vollständig. An der medialen und untern Fläche ist die mediale Hauptfurche regulär und tief. — Auch die vordere Hauptfurche ist vorhanden. Im Uebrigen liegen auf der lateralen Fläche 2 einfache Furchen. Die untere, bogenförmig und ähnlich wie bei den Mustelina geformt, ist deutlich der lateralen Hauptfurche homolog. Das Homologon der obern Hauptfurche läuft in einem flachen leichten Bogen in der Mitte zwischen dem obern Rande und der lateralen Hauptfurche. In der Mitte scheinen beide Furchen etwa gleich tief zu sein.

Herpestes.

Zum Schluss beschreiben wir das Hirn von Herpestes fasciatus Desm., also einer »Mangouste«, die LEURET in eine besondere Gruppe stellen zu müssen glaubte (Taf. XV Fig. 52—54).

Hier schneidet die Kreuzfurche wieder die obere Fläche ein, und gleicht ziemlich der bei Procyon. Die Fissura Sylvii ist seicht. Die vordere Hauptfurche liegt ganz vorn und fällt grösstentheils mit der Grenzfurche des Lobus olfactorius zusammen. Die obere Hauptfurche ist gerade und nur am vordern Ende etwas lateralwärts gekrümmt. Hinter ihr liegt eine kleine seichte Furche parallel dem hintern Rande, also ähnlich wie bei der Katze. Die laterale Hauptfurche ist jener parallel und ragt mit dem vordern Ende weiter abwärts. Zwischen diesem und der Fissura Sylvii liegt eine kurze Furche, die wohl als Homologon des vordern Theils der untersten Bogenfurche aufgefasst werden muss, während eine seichtere Furche etwas weiter hinter der Fissura Sylvii entweder als der hintere Theil derselben, oder als hinterer dann also isolirter Theil der lateralen Hauptfurche aufzufassen sein dürfte. LEURET behandelt dieses Hirn, obgleich es ihm eine besondre Gruppe bildet, recht kurz. Er erwähnt, dass es sich dem der Genetta nähere, und spricht von der »netteté et longueur des incisions« der convexen Fläche, sowie der »direction très approchant de la ligne droite« (pag. 383).

Blicken wir auf die Hirne der Bärengruppe zurück, so müssen wir zunächst eingestehen, dass hier keine solche Uebereinstimmung in den typischen Grundzügen herrscht (vgl. LEURET, Vol. I p. 380) wie in den beiden andern Familien.

Digitized by Google

Für Leuret, der nur die Zahl und grobe Erscheinungsweise der Windungen in's Auge fasste, musste die Existenz von nur drei »äusseren Windungen« genügen, um aus den betreffenden Hirnen eine einheitliche Gruppe zu machen. Auch für unsere Anschauungsweise ist den Hunden und Katzen gegenüber das Fehlen einer untersten Bogenfurche immerhin ein wichtiger Punkt, obwohl wir sie von Anfang an nur als Nebenfurche bezeichnen konnten. Dagegen muss auf's Aeusserste auffallen das bei verschiedenen Gattungen so sehr verschiedene Verhalten der tiefsten und wichtigsten Hauptfurchen, besonders der obern und der medialen Hauptfurche. Bei Genetta fehlt der Uebergang auf die obere Fläche, eine eigentliche Kreuzfurche, vollständig, während diese bei den sonst doch recht ähnlichen Hirnen von Mustela und Herpestes vorhanden ist und bei Ursus eine colossale Entwicklung und zugleich eine theilweise Trennung zeigt. Bei Procyon und Lutra ferner ist der vordere Theil der oberen Hauptfurche vollständig auseinander gesprengt, ein Verhalten, das sich nur einigermassen durch Vermittlung von Nasua und Ursus verstehen lässt.

Wenn ich nun auch vorläufig die Leuret'sche Gruppirung beibehalten habe, so meine ich doch, muss man jedenfalls drei Untergruppen unterscheiden nach verschiedenen nicht unbedeutenden Nebencharakteren.

In der ersten Untergruppe fasse ich die Mustelina und Ursina zusammen: man sieht hier die laterale und die obere Hauptfurche in langem Bogen nahe an einander und nahe um die Fissura Sylvii verlaufen, am wenigsten noch bei Mustela, bes. M. putorius, der so zu sagen eine Annäherung an die Canina und Felina darstellt, am meisten bei Ursus.

Durch Nasua wird ein Uebergang vermittelt mit der zweiten Untergruppe, den Lutrina, von denen wir bis jetzt Lutra und Procyon kennen. Die oben besprochene wunderbare Sprengung in der obern Hauptfurche, am meisten bei Procyon, zeichnet diese Hirne vor allen andern aus.

So bleiben noch übrig die Viverrina, zu denen ich vereine Genetta und Herpestes. Bei beiden ist die Lage und Anordnung der oberen und der lateralen Hauptfurche ziemlich übereinstimmend durch die vollständige Abweichung von den anderen Ursina, im Uebrigen gehen die Furchen aber in bereits behandelter Weise sehr auseinander. Ohne Vorurtheil betrachtet, muss Herpestes entschieden eine starke Annäherung an die Katze offenbaren. Das zeigt sich nament-

Digitized by Google

lich in den beiden Resten der untersten Bogenfurche und in dem Verhalten des hintern Theils der obern Hauptfurche. Ich muss offen gestehen, dass die Frage gerechtfertigt wäre, ob man Herpestes in Rücksicht auf die Furchung besser den Ursina oder den Felina unterordnen soll. Zu erinnern wäre denn auch noch daran, dass eine Haupteigenschaft des Ursinenhirns, die stark nach hinten gerückte Lage des vordern Theils der lateralen und namentlich der obern Hauptfurche auch der Genetta gänzlich abgeht, so dass man wohl am besten thut, wenn man die Viverrina als besondere Hauptgruppe zwischen die Felina und Ursina stellt.

Ueber die allgemeine Form des Grosshirns liesse sich manches Interessante sagen, doch muss ich das für später lassen.

Die Gruppe der Bärenhirne ist nun besonders geeignet, den Beweis zu führen, wie nothwendig besonders beim Mangel fötaler Hirne eine genaue Beachtung der Furchen ist und in welche Irrthümer man kommt und kommen muss, wenn man nur oder vorwiegend »Windungen« kennt.

So macht z. B. Leuret (a. a. O. pag. 381) zwar darauf aufmerksam, dass seine beiden untersten (I u. II) Windungen, die bei den Hunden ganz getrennt sind, bei der Civetta (wie bei unserer Hyäne) solche Trennung nur im hintern Theile zeigen, und bei Genetta vollständig zu einer einzigen verschmolzen sind; dagegen findet sich pag. 385 der einfache klare Ausdruck: »les circonvolutions 3 et 4 du renard réunies chez l'ours . . . . . .« Ist es ein Versehen, oder ist es wirklich die Meinung Leuret's, dass Genetta und Bär, zwei Thiere derselben Gruppe, so sehr verschieden sind, dass bei ersterer die beiden unteren, bei letzterem die beiden oberen Windungen verschmolzen sind?

Diese Unsicherheit findet sich häufig; wenigstens wird meistens nicht gesagt, welche Windung fehlt, bez. verschmolzen ist, sondern nur einfach angegeben und gezeichnet, dass die betreffenden Hirne nur drei Windungen oder »Urwindungen« (I—III) haben, die Hunde und Katzen dagegen vier (I—IV).

Weiter kann man eben mit der Betrachtung der blossen »Windungen« in der That nicht kommen. Aber ein solches Resultat ist doch recht ungenügend, denn man will ja vor allen Dingen genau wissen, welche Homologien da sind, welche zwei Windungen

Digitized by Google

also im betreffenden Falle verwachsen sind. Die Antwort hierauf lässt sich aber eben nur durch Kenntniss und Betrachtung der Furchen und ihrer Tiefen lösen. Schon Owen spricht es mehrmals aus. so z. B. pag. 118: »a comparison of their relative depth serves to distinguish the secondary from the primary ones«.

In der Deutung der einzelnen Furchen des Bärenhirns weiche ich ganz wesentlich von Meynert (a. a. O. Fig. 5, 10, 13) ab.

Rückblick auf die Hirne der Carnivora.

Es liessen sich bereits jetzt, im Rücklick auf die behandelten Carnivorenhirne sehr wohl allgemeinere Betrachtungen anstellen und eine Reihe von Schlüssen verschiedener Art ziehen. Es liesse sich auch hier schon eine tabellarische Uebersicht über die einzelnen Gruppen und Untergruppen geben, — da ich aber bereits auch die Hirne der Herbivoren eingehend untersucht habe und eine Abhandlung über dieselben in unmittelbarem Anschlusse bringen zu können hoffen darf, so ist es in mehr als einer Beziehung vortheilhaft und geboten, alle dergleichen Schlussbetrachtungen bis dahin aufzuschieben.

In gleicher Weise glaube ich auch einige Bemerkungen, die ich betreffs der beiden neuesten Arbeiten über Säugerhirne von Wernicke (Archiv f. Psychiatrie VI, p. 298) und Meynert (das. VII, 2) zu machen hätte, hier unterlassen zu sollen, da ich später bessere Beweise für meine davon abweichenden Anschauungen und Behauptungen beibringen kann. An diesem Orte möchte ich mir nur betreffs der Meynert'schen Arbeit die Bemerkung erlauben, dass ich nach meinen Erfahrungen, namentlich in der Entwicklungsgeschichte, manche Zweifel gegen die von ihm aufgestellten Homologien einzelner Furchen hegen muss. So ist Meynert's Ramus anterior fossae Sylvii meiner Meinung nach (man vergleiche z. B. nur meine Abbildungen fötaler Hirne) nichts Anderes als eine selbständige Furche (meine »vordere Hauptfurche«), die weit entfernt von der bei Carnivoren stets sehr kleinen und schmalen Fossa Sylvii liegt. Und ebensowenig achte ich die von Meynert aufgestellten Homologien der Furchen der medialen Fläche und ihre Ableitung aus der Schmidt'schen Bogenfurche für erwiesen oder für wahrscheinlich.

Was Wernicke betrifft, so geht derselbe von vornherein von

Digitized by Google

dem Gedanken aus, der früher freilich der allgemein herrschende war, dass der Grundtypus für das Säugerhirn in den beim Fuchs in einfachster Gestaltung heraustretenden (3—)4 »Urwindungen« bestehe. Der Unterschied des Primatenhirns soll dann im Wesentlichen darin liegen, dass (wie auf der Fig. 1 angedeutet) die vordern und hintern Enden dieser Urwindungen abgetrennt werden durch besondere Querfurchen, deren Homologien also den übrigen Hirnen gänzlich fehlen und die nun erst als Fissura Rolando und occipitalis auftreten. (Wie HUGUENIN spricht WERNICKE auch dem Elephanten eine Rolando'sche Furche zu.) Diese Grundlage, auf der die weitere Untersuchung des Primatenhirns dann bis in's Einzelne weitergeführt wird, scheint mir aber eben so sehr unbewiesen als unrichtig. Ich glaube die von OWEN längst aufgestellte und von mir schon vor Jahren angedeutete Homologie der Rolando'schen Furche mit dem vordern Theil meiner obern Hauptfurche (coronal fissure, OWEN) wahrscheinlich machen zu können, und werde dann auch das Dasein einer Rolando'schen Furche beim Elephanten in dem angenommenen Sinne zurückweisen müssen. (Ausführlicheres hierüber s. in meinen »Bemerkungen über die Faltungen des Grosshirns« im Archiv f. Psych. VIII Heft 2).

So ungern ich es thue, so glaube ich schliesslich doch nicht umhin zu können, schon jetzt eine Benennung der hauptsächlichsten Hirnwülste zu geben. Zu diesem Zwecke ist die Fig. 55 hinzugefügt, die eine weitere Beschreibung fast überflüssig macht. Ich erwähne nur, dass ich absichtlich keine neuen Namen gemacht, sondern die Bezeichnungen OWEN's beibehalten habe, soweit es anging. An der medialen Fläche würde man ausser dem Gyrus marginalis noch den Gyrus cinguli oder supercallosus haben, der nach vorn sich zum Stirntheil verbreitert, nach unten in den Gyrus hippocampi übergeht. Jede eingehendere Nomenclatur der Wülste scheint mir gegenwärtig noch ebenso unnöthig wie bedenklich.

Kiel, Juni 1878.

Digitized by Google

Erklärung der Abbildungen.

Tafel XIV—XV.

Die Abbildungen sind fast alle geometrische und von mir nach der Natur gezeichnet; sie sind alle in natürlicher Grösse wiedergegeben und zwar unverändert in der theilweise recht gestörten Form, in der sie mir vorlagen. Durch die Stärke der Striche ist die Tiefe der Furchen angedeutet, nur in einzelnen Fällen ist diese Art der Darstellung unterblieben aus verschiedenen Gründen.

(Die Fig. 52—54 sind, da das Präparat nicht gut erhalten war, etwas frei behandelt.)

Von einer Bezeichnung der Furchen in den Figuren habe ich abgesehen, um das Auge nicht zu stören; bei den vorliegenden einfachen Verhältnissen und einem Vergleich mit Fig. 55 dürfte auch kaum ein Nachtheil daraus entstehen.

Fig. 1—22 Canina.

Fig. 1— 2. Canis vulpes. (Kreuzfurche bei Fig. 1 ist aus Versehen mit einem dünnen Strich gezeichnet.)
Fig. 3— 7. Canis familiaris adult.
Fig. 8—16. - - neonat.
Fig. 17—19. - - 1 diem nat.
Fig. 20—22. - - 12 dies nat.

Fig. 23—41. Felina.

Fig. 23—30. Felis domestica adult.
Fig. 31—35. - - fōt.
Fig. 36—38. - - neonat.
Fig. 39—41. Hyaena striata.

Fig. 42—54. Ursina.

Fig. 42—43. Mustela putorius.
Fig. 44. Nasua sp.?

Anmerkung. An diesem Orte sei mir schliesslich noch die Mittheilung gestattet, dass in nächster Zeit von mir Modelle herausgegeben werden vom Grosshirn der Säuger. Sie werden in verschiedene Gruppen vereinigt, um den verschiedenen Bedürfnissen der Zoologen, Physiologen, Anthropologen etc. gerecht zu werden. Kurze Erläuterungen werden beigegeben. Die Vervielfältigung und Verbreitung hat Herr Ramme in Hamburg übernommen.

Digitized by Google

Fig. 45. Lutra vulgaris.
Fig. 46—48. Procyon lotor.
Fig. 49—51. Genetta tigrina.
Fig. 52—54. Herpestes fasciatus.
Fig. 55. Schematische Darstellung des Carnivorenhirns mit den wichtigsten Furchen und Wülsten.

FS = Fissura Sylvii.
Gf d l o = Grenzfurche des Lobus olfactorius (ectorhinal, OWEN).
Gf d l h = Grenzfurche des Lobus hippocampi.
med. Hf = mediale Hauptfurche (sulcus calloso-marginalis; sillon cruciale; Frontal f., OWEN).
ob. Hf = obere longitudinale Hauptfurche und zwar
v. Thl = vorderer bogenförmiger Theil (coronal fiss., OWEN, homolog der Fissura Rolando).
h. Thl = hinterer sagittaler Theil (lateral f., OWEN).
lat. Hf = laterale bogenförmige Hauptfurche (supersylvian f., OWEN, homolog dem sulcus intraparietalis).
vord. Hf = vordere senkrechte Hauptfurche.
unt. Bf = secundäre, unterste Bogenfurche.
h l F = hintere laterale Furche.

---

m = Gyrus marginalis.
f = Gyrus frontalis (ant. und post.).
ss = Gyrus suprasylviacus.
s = Gyrus sylviacus
s^1 = innerer.
s^2 = äusserer.
so = Gyrus supraorbitalis.
to = Tractus olfactorius.
lh = Lobus hippocampi.
(*c* = Gyrus cinguli.)

Digitized by Google

Zur Entwicklung der Extremitätenknorpel bei Salamandern und Tritonen.

Eine morphogenetische Studie.

Von

Dr. Hans Strasser,

Assistent am anatomischen Institut zu Breslau.

Mit Tafel XVI—XIX.

Einleitung.

Henke und Reyher [1]) haben auf einen bisher nicht bekannten Modus des Aufbaues des Knorpelskeletes aufmerksam gemacht, der an den Phalangen menschlicher Embryonen sich zeigt. Die von Kölliker und Bruch vertretene Ansicht, dass die einzelnen Extremitätenknorpel jeder als von Anfang an isolirtes Centrum in einem zusammenhängenden axialen Blastem entstehen, schien dadurch in Frage gestellt zu werden. Die erstgenannten Autoren geben ferner an, dass die ersten knorpligen Centren von weiter distal in der Extremität gelegenen Skeletabschnitten nicht ausnahmslos später auftreten, als diejenigen von mehr proximal gelegenen.

Eine auf Prüfung dieser Verhältnisse gerichtete, im Sommer 1877 bei Säugethieren und Menschen angestellte Untersuchung bestätigte die zweite der beiden Behauptungen. Dagegen konnte ich mit Bezug auf die erstere nachweisen, dass die Phalangen der Hand und des Fusses bei Mäusen und Ratten, sicher auch diejenigen der Hand beim Menschen zunächst als isolirte Knorpelcentren angelegt sind

[1]) W. Henke und C. Reyher, Studien über die Entwickelung der Extremitäten des Menschen, insbesondere der Gelenkflächen. Sitzb. d. k. Akad. d. W. III. Abth. Juli-Heft. 1874.

Digitized by Google

und dass die Scheibe, welche nach HENKE und REYHER ans Ende eines schon gebildeten Metacarpus, Metatarsus oder einer Phalange sich plattenartig aufsetzt, bevor distal davon die neue Phalanx entsteht, eine secundäre Bildung ist[1]).

Als daher A. GOETTE in der Münchener Naturforscher-Versammlung im September 1877 die Ansicht aussprach, es entstehe bei Tritonen das Knorpelskelet der Extremität durch continuirliches Auswachsen und durch Verzweigung eines Knorpelbaumes, mit secundärer Gliederung desselben in einzelne Skeletstücke, erschien mir dieses Verhalten dringend näherer Prüfung bedürftig. Es musste hiebei auf ein genaues Erkennen der ersten Spuren von Knorpelgrundsubstanz viel ankommen, deshalb verwendete ich auf das Studium der geweblichen Entwicklung des Knorpels grössere Sorgfalt.

Ich werde auch im Folgenden zunächst dieses histiogenetische Thema und dieses entsprechend der Wichtigkeit des Gegenstandes mit ziemlicher Ausführlichkeit behandeln.

Erst in einem zweiten Hauptabschnitte will ich mich der Entwicklung der einzelnen Skeletstücke und des von ihnen gebildeten, gegliederten Ganzen zuwenden.

Die Untersuchung erstreckte sich auf Salamandra maculata und unsre 3 gewöhnlichen Triton-Arten, Trit. taeniatus, cristatus und alpestris. Schultergürtel und Becken wurden im Allgemeinen nicht berücksichtigt. Auch habe ich mich auf denjenigen Zeitraum der Entwicklung beschränkt, innerhalb dessen alle Abschnitte des Extremitätenskeletes knorplig angelegt werden und ihre definitive Selbständigkeit als besondre Knorpelstücke erlangen.

---

[1]) Ich trug darüber am 23. Januar 1878 in der naturwissenschaftl. Section der Schles. Gesellschaft vor. Damals war ich überzeugt, dass die isolirte erste Anlage auch für die Phalangen des menschlichen Tarsus gelte. Doch bin ich seither über letzteren Punkt zweifelhaft geworden und ich behalte mir vor, erst nach erneuter Untersuchung besser conservirten Materiales ein Urtheil darüber abzugeben.

Digitized by Google

I.

Die Entwicklung des Knorpelgewebes.

A. Methoden der Untersuchung.

Tritonen und Salamander haben, wie bekannt, auffallend grosse Gewebselemente; sie verhalten sich für die histologische Untersuchung noch günstiger als die Anuren.

Die Thiere wurden am besten direct in Chromsäure von 0,75 % getödtet, die jungen Larven 4 — 6 Stunden, ältere etwas länger in dieser Flüssigkeit gehärtet und darauf in sehr starken Alkohol gebracht. Salamanderlarven wurden direct trächtigen Weibchen entnommen, und ebenso behandelt.

Herr Dr. M. FÜRBRINGER in Heidelberg half mir zu wiederholten Malen auf die entgegenkommendste Weise mit sorgsam gesammeltem und vorzüglich conservirtem Materiale von Trit. alp. und Salam. mac. aus. Ich wurde durch seine Freundlichkeit wesentlich gefördert.

Die in der auseinandergesetzten Weise erhärteten Objecte wurden aus absolutem Alkohol in eine Haematoxylinlösung gebracht und im Laufe von ca. 12 Stunden im Ganzen gefärbt. Als Färbeflüssigkeit verwendete ich gut nachgedunkeltes KLEINENBERG'sches Haematoxylin, dem ca. $^1/_8$ seines Volumens einer möglichst concentrirten alkoholischen Haematoxylinlösung zugesetzt wurde, bis die Färbung eines rothen Burgunderweines resultirte. Ob die Färbung gelingt oder nicht, hängt wesentlich von der Conservation der Objecte und von dem Grade der Chromsäureeinwirkung ab. Jedenfalls ist die Tinctionsmethode eine difficile und an Sicherheit mit der Färbung in Carmin, Bismarkbraun oder Dahlia nicht zu vergleichen. An Pikrinpräparaten gelang sie noch seltener, bei Pelobateslarven misslang sie mir gänzlich. Wo sie aber glückt, entschädigt sie durch die Vollkommenheit ihrer Leistung für Dutzende misslungener Versuche und liefert die schönsten Bilder, die ich kenne. Man glaubt wirklich eine Doppelfärbung vor sich zu haben. Die Kerne und protoplasmatischen Gebilde erscheinen in der bekannten Haematoxylinfärbung zart und etwas blassblau, die Knorpelgrundsubstanz dagegen erscheint in homogen violettem, ja rothem Lichte. Es gelingt daher bei dieser Behandlungsmethode, sehr geringfügige Spuren von Knorpel-

Digitized by Google

grundsubstanz in den Geweben noch zu erkennen und sicher zu beurtheilen.

Glaube ich durch dieses feine Reagens gegenüber früheren Untersuchern einen gewissen Vortheil erlangt zu haben, so entsprang ein ebensolcher aus der Möglichkeit, mit der grössten Sicherheit ein so kleines Object, wie es die Pfoten junger Tritonlarven sind, in gleichmässige Schnittserien zu zerlegen. Im Wesentlichen habe ich mich dabei der Methode bedient, welche College BORN in seiner Arbeit: »Ueber die Nasenhöhlen und den Thränennasengang der Amphibien« ausführlicher beschreibt[1]).

Seit jener Zeit ist natürlich die Technik des Verfahrens vollkommener und dieser und jener Specialaufgabe angepasst worden. Anfangs befeuchteten wir die Messerklinge stark mit Alkohol. Es fanden sich Mittel und Wege, die sich eng zusammenrollenden Schnitte kleiner Objecte zu entrollen. Später wurde das Rollen durch nur ganz spärliche Benetzung des Messers mit einem Pinsel von vornherein verhütet; die Schnitte wurden von der Klinge direct auf den Objectträger übertragen; auf diesem erst entfernten wir die Einschlussmasse durch eine Mischung von Kreosot und Terpentin unter leichtem Erwärmen. Letzteres war namentlich erforderlich, seit ich der von KLEINENBERG angegebenen Einschlussmasse

Spermaceti 4
Ricinusöl 1

noch Talg 3—4 zusetzte.

Ich bekam dann eine weniger spröde, bei 45° C. flüssig zu erhaltende, beim Erkalten weniger Luft einsaugende, zähere, glatt schneidbare Masse, die sich für die zarten Objecte recht brauchbar erwies. Diese werden gefärbt, in Alkohol entwässert, in Bergamottöl kurze Zeit durchtränkt, und darauf in die erwärmte Masse gebracht. Es ist sehr wichtig, dass deren Temperatur, durch einen Thermometer bestimmt, nicht über 45° steige. Nach 10—15 Minuten schon nehme man kleinere Objecte heraus; sie sind nun zum Schneiden fertig.

In früherer Zeit schmolz ich sie direct auf einen in die Microtomklammer befestigten Block von derselben oder einer durch Paraffinzusatz etwas härter gewordenen Masse, auf eine zuvor mit dem Messer angelegte Schnittfläche fest; es geschah dies mit erwärmter Nadel unter Anwendung verschiedener kleiner Kunstgriffe. Auch jetzt noch verfahre ich bei grössern Objecten so. Dagegen ist es schwierig und mühsam, sehr kleine Präparate in dieser Weise so fest zu schmelzen, dass sie richtig orientirt sind und nicht Schaden leiden. Später erfand ich daher folgendes Verfahren: Die Pfote wurde in der warmen Masse zwischen zwei Glimmerplättchen gefasst; sie erkaltete hier in einer Platte der Masse, ohne dass Luft an ihre Oberfläche dringen und den Zusammenhang lockern konnte. Leicht lässt sich die Platte isoliren, zurechtschneiden und auf den Block legen, so dass das Object gleich seine richtige Lage einnimmt. Einige Stiche mit der heissen Nadel fixiren die Platte. Man kann solche Platten zwischen dem Glimmer ohne Schaden Stunden lang belassen, was zu grosser Zeitersparniss verhilft. Schmilzt man in der Nähe des auf den Block fixirten Objectes eine grössere Menge

[1]) Morpholog. Jahrb. II, pag. 577.

Digitized by Google

von Masse mit heisser Nadel rasch auf, so schiesst dieselbe in den capillaren Raum zwischen Platte und Block und löthet beide zusammen; zarte Zehen können so ohne Lageveränderung fixirt werden. Die Pfoten von ziemlich jungen Larven von Trit. cristatus wurden, da sie in der warmen Masse biegsam werden, auf einem erwärmten Glimmerplättchen gerade so behandelt, als ob es sich um Ausbreitung und Pressen eines zarten Mooses handelte. So wird es möglich, auch von den langen fadenförmigen Zehen dieser Larven brauchbare Schnittserien zu gewinnen. —

Das LONG'sche Microtom mit seinen ausgezeichneten Klingen und der sorgfältigen Nonius-Theilung erwies sich sehr brauchbar. Nur ist alle angewendete Mühe vollständig vergeblich, wenn man sich auf sein Messer nicht vollständig verlassen kann, mit anderen Worten, wenn man dasselbe nicht selber auf glattem Steine abzieht. Ich schnitt meist continuirliche Serien von Schnitten, deren Dicke $^1/_{100}$ mm betrug. —

B. Erste Beschaffenheit des axialen Blastems.

Dichte Lagerung der Kerne, Facettirung. — Dichtere Bestandtheile in der Zwischen-Kernsubstanz bilden Membranen und Schaltstücke. Uebergänge zum Protoplasma. Bildung aus dem Protoplasma.

Betrachtet man einen mit Haematoxylin in der angegebenen Weise tingirten Schnitt durch eine stummelförmige Extremität, in der schon eine axiale zellreichere Gewebsmasse von einer peripheren zellärmeren zu unterscheiden ist, mit schwacher Vergrösserung, so fällt auf, dass in den Randtheilen die Zellkerne mehr indigblau gefärbt sind, und deutlicher einzeln vortreten, während die axialen Partien gleichmässiger durchs Ganze gefärbt und mehr röthlich erscheinen, auch einen etwas helleren Lichtschimmer zeigen.

Die axiale zellreichere Gewebsmasse geht im Allgemeinen ganz allmälig in die periphere Zone über. Jener Schimmer erstreckt sich nun über die dichteren Theile derselben, und zwar nicht nur über die Bezirke, in denen demnächst Knorpel auftritt, sondern weiter, sogar auf Zellmassen, die im Begriff sind sich zu Muskelgewebe zu entwickeln.

Und wirklich, mit Hülfe stärkerer Vergrösserungen erkennt man, dass jenes im Ganzen mehr homogen erscheinende Gewebe sich wesentlich anders verhält als das periphere, wobei allerdings der Uebergang beider in einander ein allmäliger ist. Die Kerne sind etwas kleiner und weniger gekörnt; sie stehen dichter, sind stellenweise deutlich facettirt und ziemlich von derselben Grösse; nur an bestimmten

Digitized by Google

Stellen erscheinen sie etwas grösser und in einer bestimmten Richtung vorzugsweise abgeplattet. Zwischen den Kernen findet sich nur eine verhältnissmässig geringe Menge hellen Protoplasmas, das — unsre Behandlungsmethode natürlich immer vorausgesetzt — wenig optisch differenzirt erscheint.

Es ist oft nicht ganz leicht, die Elemente dieses axialen Blastemes unter das gebräuchliche Schema der Zelle zu bringen. Die in Haematoxylin dunkler gefärbten Elemente, welche offenbar überall möglichst der Kugelform zustreben, sind ihrer ganzen Weiterentwicklung nach als Kerne zu bezeichnen; aber das zwischen sie eingesprengte Protoplasma, auch wenn wir uns von demselben allein alle Zwischenräume ausgefüllt denken, ist sehr spärlich, stellenweise sogar kaum nachzuweisen. Die Grenze zwischen zwei benachbarten gegeneinander facettirten Kernen ist häufig nur durch eine zarte Linie gegeben, oder aber durch einen hellen, stark lichtbrechenden Streif.

Wo mehrere Kernoberflächen zusammentreffen, bestehen breitere Zwischenräume. Hier entdeckt man in der ausfüllenden Substanz dunklere Differenzirungen.

Durch Druck auf das Deckgläschen gelingt es, die Gewebe zu sprengen. Man sieht dann häufig Kerne auffallend dicht und fest mit ihren facettirten Flächen in zarter lineärer Grenzschicht aneinander haften; an andern isolirten Kernrändern bemerkt man einen äusserst schmalen, hellen, leicht körnigen Saum, der an den Polen oft zu einer feinen kleinen Spitze auswächst. Die Grenze der Spitze erscheint scharf; mitunter zeigt auch der helle seitliche Saum einen glatten Randcontour, der sich membranartig ablösen kann, der aber nicht etwa die isolirte Randschicht des benachbarten Kernes ist. Aus alle dem kann geschlossen werden, dass die zwischen den Kernen gelagerte Substanz oft nur eine schmale, in ihrer ganzen Breite kittartig dichte Schicht darstellt, zwischen gerundeten Kerntheilen aber, wo sie reichlicher liegt, ungleiche Dichte zeigt, und zwar offenbar so, dass die den Kernen zunächst liegenden Theile im Allgemeinen die weniger dichten sind.

Fig. 1 Taf. XVII ist genau nach einem Präparat von einer 8,5 mm langen Larve von Tr. taen. für eine einzige Einstellung (mit Imm. 10. Hn.) gezeichnet und zeigt eine Stelle aus der ersten Anlage der Axe des zweiten Fingers (vord. Extr.). Man überzeugt sich, dass die hellen Streifen dicht um den Kern unabhängig von der Beleuchtung bald auf dieser, bald an jener Seite des Kernes auftreten oder

Digitized by Google

breiter werden; stellenweise, wie bei *a* und *c* sind sie sehr breit, und damit widerlegt sich der Einwand, dass man es hier mit einer optischen Wirkung der Trennungsfläche von Kern und Protoplasma zu thun habe. — Diese hellen Streifen sind also als Protoplasma selbst zu deuten.

Die schärfsten Gegensätze zwischen diesem und der peripheren Substanz finden sich zwischen aneinanderstossenden Kernflächen, namentlich wenn der eine Kern nicht zu sehr in den andern hineingebohrt ist. Die periphere Schicht erscheint in jenem Fall als dunkle Linie, stellt also wohl eine dichte Scheidewand dar. (So zwischen *a* und *b*, *b* und *c*, *f* und *g*, *h* und *i*.)

Zwischen mehreren gegeneinander sehenden Kernpolen geschieht die Abgrenzung der peripheren dichteren Substanz von dieser helleren, dem Kern zunächst gelegenen in complicirterer Weise. Es fragt sich: überkreuzen sich hier Fortsätze des Zellprotoplasmas oder stellt die dichte Substanz zellscheidende Membranen dar, welche hier unter Bildung von Flächenwinkeln, von Drei- und Vierkanten zusammentreffen, — oder verbreitert sich eine dichtere zelltrennende Substanz hier zu einem Schaltstücke, welches dem Raume zwischen den Zellpolen conform, demjenigen zwischen den Kernpolen annähernd ähnlich ist, — oder endlich, ist sie hier weniger deutlich umgrenzt, so dass zwischen ihr und dem Protoplasma der Kernpole ein allmäliger Uebergang besteht?

Gab ich mir über die Form Rechenschaft, welche ein Schaltstück im concreten Falle zwischen den vorhandenen Kernen haben musste, so konnte ich wohl bei genauer mikroskopischer Untersuchung einen Theil seiner Flächen auffinden, die ungefähr parallel den Kernoberflächen verliefen, oder mehr oder weniger von ihnen sich abhoben. Sie erschienen im ersten Augenblick als undeutliche, verbreiterte Fortsetzungen der dichteren mittleren Zwischenschichten zwischen den aneinanderstossenden Seitenflächen der Kerne; ihre schärfsten Stellen verliefen bei verschiedener Einstellung in verschiedenen Bogenlinien um die Kernpole herum. Aber oft folgte nur dem einen Pole der beiden aneinanderstossenden Kerne eine derartige gekrümmte flächenartige Fortsetzung jener Zwischenschicht. Die andre Seitenfläche jener membranartigen Zwischenschicht, welche sich um den Pol des andern Kernes, resp. der andern Zelle herumkrümmen und von der ersten gekrümmten Fläche abweichen sollte, war undeutlich oder sie fehlte. — Bei drei gegeneinandersehenden Kernpolen waren oft zwei solcher Flächen deutlich, die sich in der Scheidewand zwischen zwei Kern-

Digitized by Google

seiten spitzwinklig zu vereinigen schienen. Das Protoplasma der dritten Zelle schien dann zu einer Spitze ausgezogen und verdichtet, es schien einen Fortsatz zu bilden, der die beiden andern Zellen von einander trennte. — Bei einer anderen Einstellung konnten wieder die gekrümmten Flächen an zwei anderen Kernpolen deutlicher, es konnte die Abgrenzung an einem andern dritten Kernpole undeutlicher sein.

Es kann sich demnach wohl um eine dichtere Schaltmasse handeln; aber die Flächen derselben sind nicht an allen Zellpolen scharf geformt; an einzelnen besteht ein allmäliger Uebergang zwischen der Substanz der Schaltmasse und dem Protoplasma, welches zunächst am Kern liegt. — Da aber, wo scharfe Grenzflächen vorhanden sind, können diese dem Kern dichter anliegen, oder stärker in die Substanz des Schaltstückes eingesenkt sein. Im letzteren Falle entstehen ähnliche Verhältnisse, wie sie Fig. 4 (Taf. XVII) für die zwischen den Zellen *l*, *m*, *p* und *q* gelegene dichtere Substanz aufweist. Jenes Bild ist allerdings einem Schnitt durch etwas weiter entwickeltes axiales Gewebe entnommen.

Wo vier Kerne im Kreuz zu einander stehen, bilden oft für die eine Einstellung, bei der die Ränder des einen Kernpaares deutlich sind, die Grenzflächen der dichtern Substanz zwei Schenkel eines)(, und bei Einstellung auf die Ränder der beiden andern Kerne erscheint zwischen ihnen eine zweite solche Figur, windschief zur ersten. Auf den ersten flüchtigen Eindruck hin ist man zu der Annahme verleitet, dass es sich um zwei sich überkreuzende Protoplasmafortsätze handle, die in sattelförmiger Fläche sich berühren. Auch die Schnittlinien einer solchen Fläche würden in vielen Fällen ein)(darstellen. Es muss dabei aber beim Wechseln der Einstellung eine Stelle geben, wo die Mitten der Schenkel des)(sich in einem Punkte oder einem kleinen viereckigen Felde berühren, und unmittelbar darauf muss man das ⋍ in der zur früheren senkrechten Richtung verlaufen sehen. Die Entscheidung in praxi ist schwierig. Aber da ich dieses Kennzeichen nie mit voller Sicherheit auffinden konnte, während die Deutung der Grenzen als Flächen eines Schaltstückes immer möglich war, so neige ich mich doch dahin, auch diese Stellen nicht als Ueberkreuzung zweier gesonderter Protoplasmabrücken zu deuten.

Es bestehen also wahrscheinlich zwischen mehreren Zellpolen Schaltstücke, welche nur an einzelnen ihrer Stellen dichter, und in ihrer Oberfläche schärfer begrenzt sind, an andern allmälig in das dem Kern nahe liegende Protoplasma übergehen. Mit der weitern Ausbildung des axialen Gewebes allerdings wird die Begrenzung eine

Digitized by Google

allseitig deutliche, zugleich aber stossen die Concavitäten der Oberfläche nun häufig näher aneinander, so dass vielerorts flächenartige Gebilde sich zeigen und durch sie geschieden Flächenwinkel, Drei- und Vierkante etc., welche den Raum um eine Linie oder einen Punkt herum ausfüllen und die Protoplasmabezirke der angrenzenden Zellen deutlich scheiden.

Finden sich die Membranen zwischen gegeneinander stossenden Kernen und derartige Schaltstücke zwischen mehreren Zellpolen überall, so bildet die dichtere Substanz durch das ganze Gewebe ein zelltrennendes Alveolenwerk; in den Alveolen selbst liegen die Zellen. Je nachdem die Genese der verdichteten Substanz sich verhält, kann man dieselbe mit mehr oder weniger Recht auch als eine zellverbindende oder Kittsubstanz auffassen.

Das Schema wird aber dadurch modificirt, dass stellenweise der Uebergang des Alveoleninhaltes zur Alveolenwand ein allmäliger ist, dass ferner häufig die Verdichtung bis an die Oberfläche des Kernes zu gehen scheint, demnach eine besondre Protoplasmaschicht zwischen Kern und Alveolenwand nicht besteht. Man kann also öfters Kerne mit der Alveolenwand verbunden, oder von ihr fester umschlossen sehen. Isolirungsversuche bestätigen andererseits, dass ein inniger Zusammenhang zwischen den dichteren Schichten und dem dünneren um den Kern gelagerten Protoplasma häufig, wenn nicht überall, vorhanden ist, selbst da, wo die beiden Substanzen sich optisch schärfer scheiden.

Welcher Natur ist nun dieses Alveolenwerk? Ist es eine Substanz, welche sich aus den Zellen selbst bildet? Lagert sie sich in vorgebildete Spalten, indem sie darin vorhandene Flüssigkeit in sich aufnimmt oder verdrängt? Oder tritt dieselbe mitten in dem bis jetzt nur functionell zwei verschiedenen Centren zugetheilten Protoplasma als erste optisch erkennbare Trennungsschicht zusammen?

Es scheint mir nicht wohl thunlich, eine directe Betheiligung jeder Zelle an der Bildung der sie umgebenden dichtern Substanz zu läugnen. Während wir bei jedem andern Erklärungsversuche zu ausserordentlich räthselhaften Processen unsre Zuflucht nehmen müssten, kennen wir die eine Eigenschaft der thierischen Zelle sehr wohl: dass ihr Protoplasma Umwandlungen erfährt, dass aber vom Centrum her der Verlust ersetzt werden kann. Je dichter nun das durch die Lebensthätigkeit der Zelle aus ihrem Materiale gebildete Product ist, desto complicirter müssten die Einrichtungen sein, um ein derartiges Product aus dem Innern der

Digitized by Google

Zelle an die Oberfläche zu befördern, desto wahrscheinlicher also im Allgemeinen, dass nur die Randschichten an der Bildung sich direct betheiligen, während ihr partieller Verlust vom centralen Theile her ersetzt wird, oder indem neue Substanz von innen her an die Stelle der umgewandelten tritt. Handelte es sich aber um Verdichtung eines flüssig secernirten Stoffes ausserhalb der Zelle, so müsste man erwarten, eine flüssigere Uebergangsschicht zu treffen, was durchaus nicht der Fall ist.

Der Zusammenhang der verdichteten Schichten mit dem Protoplasma am Kerne, sodann auch die stellenweise zu beobachtenden allmäligen Uebergänge lassen also kaum eine andere Deutung zu, als die einer recht directen Umwandlung der peripheren Protoplasmaschichten in die dichte »Kittsubstanz.« —

Sind nun vor dem Auftreten dieser dichten Septa die Zellen schon in der Mehrzahl der Fälle von einander getrennt? Ich glaube, man ist ziemlich allgemein der Ansicht, dass bei der Zelltheilung eine wirkliche Sonderung durch eine trennende Spaltfläche eintritt. Bevor noch zwischen zwei Zellen, die sich soeben getheilt haben irgend eine besondere geformte Substanz auftritt, könnte sich immer eine unendlich dünne Lage Gewebsflüssigkeit in der Trennungsfläche ausgebreitet haben.

Ich habe derartige Zellgrenzen im axialen Gewebe nicht gesehen; wohl zeigten sich, namentlich gegen die Peripherie hin, lockere Stellen und Lücken in dem Protoplasma, ja es konnten die zwischen zwei Kernen liegenden Substanzen in der Mitte des Zwischenraumes von grösserer Schicht Flüssigkeit getrennt sein. Es wurden hier und dort geformte Saftcanälchen und Saftlücken wohl erkannt. Aber diese Art der Zelltrennung weicht von dem Schema der ersten Protoplasma-Trennung bei der Zelltheilung ebensoweit nach der einen Richtung ab, als die Trennung durch verdichtete Schichten nach der andern Richtung davon differirt.

Namentlich durch Max Schultze's bedeutungsvolle Arbeit: »Ueber Muskelkörperchen und das was man eine Zelle zu nennen habe« [1] sind wir mit der Vorstellung bereichert worden, dass Zellen mit ihrem Protoplasma zusammenhängen können. Sollte nun dieser Zusammenhang überall erst secundär auftreten, nachdem die Zellen bei der Theilung sich vollkommen von einander gesondert haben und weder direct noch durch ein directes Umwandlungsproduct ihres

[1] Arch. f. Anat. u. Phys. von du Bois-Reymond & Reichert. 1861.

Digitized by Google

Protoplasma zusammenhängen? Denkt man sich die Art, in welcher die Scheidung des Protoplasmas bei der Zelltheilung vor sich geht, nicht etwas einseitig, nach dem Paradigma von frei in Flüssigkeiten liegenden Zellen (Froschei) oder nach dem trügerischen Bilde der Theilung von Knorpelzellen? Ist es nicht wahrscheinlich, dass die Art der Scheidung gegenüber der Thatsache der Ausbildung zweier Ernährungsmittelpunkte weniger wesentlich ist; dass sie daher je nach Umständen auch in verschiedener Weise erfolgt?

Bald würden die Zellen sich einschnüren, wo sie frei liegen, bald würde eine Lockerung, eine Lücken- oder Spaltbildung in der indifferenteren Mittelzone zwischen den schon functionell gesonderten Zellen erfolgen, bald würde die mittlere Zone sich in ihrer feineren oder gröberen Structur ändern und so zur trennenden Schicht werden. Ich meine, es liegt kein triftiger Grund gegen die Annahme vor, dass in einzelnen Fällen die erste trennende Schicht zwischen zwei functionell schon gesonderten Protoplasmabezirken von Anfang an durch Umwandlung des Protoplasmas in loco gebildet sein kann.

In dem embryonalen von der Haut umspannten Gewebe der Extremität scheint von vornherein bei fortschreitender Zelltheilung die Sonderung der Protoplasmaleiber in zwei verschiedenen Weisen vor sich zu gehen: einmal, in den mehr peripher gelegenen Zonen, durch Auflockerung der peripheren Zonen der frisch durch Theilung entstandenen Protoplasmabezirke, eine Auflockerung, die zur Bildung von mit Gewebsflüssigkeit erfüllten Spalten und Lücken führen kann; sodann durch Umwandlung und Verdichtung der peripheren Zonen, welche zur Bildung eines zarten zellscheidenden und zelleneinschliessenden Alveolenwerkes führt; letzteres geschieht in den mehr axial gelegenen Partien. Doch kann auch schon gelockertes peripheres Protoplasma unter Verdrängung der Gewebsflüssigkeit wieder zusammenfliessen, dichter und zu einem Theile des zelltrennenden Alveolenwerkes umgewandelt werden. Umgekehrt kann wohl im jungen axialen Gewebe das dichtere periphere Protoplasma unter Umständen wieder sich lockern.

Digitized by Google

C. Entwicklung und Differenzirung des axialen Gewebes.

Abplattung und Facettirung der Kerne. — Gewebsdruck. — Bildung besonderer Stützsäulen. Bedeutung derselben. — Ungleiche Entwicklung der axialen Zellen. — Dunkle prochondrale Elemente. Ihre Entstehung. Zusammenhang mit den ersten Verdichtungsschichten.

Schon im ganz jungen axialen Blastem bemerkt man eine Facettirung der Kerne, welche Jedermann der Wirkung des Druckes der Umgebung oder doch mindestens der Behinderung des normalen Wachsthums durch äussere Widerstände zuschreiben wird. Immer handelt es sich dabei schliesslich um ein rein mechanisches Verhältniss, um Kräfte, welche die Schwerpunkte der Moleküle zu verschieben streben, um andre Kräfte, welche diese Verschiebung hindern. — Andere Resultate ähnlicher Wechselwirkungen treten in der weitern Entwicklung des axialen Blastems dem Beobachter auf Schritt und Tritt entgegen.

Während die Mehrzahl der Kerne anfänglich rundliche Gestalt hatte, werden sie bald in einer durch die Mitte der Extremität zur Spitze gehenden Axe in die Quere abgeplattet. Dies wiederholt sich an allen secundär entstehenden, triebartig vorsprossenden Abschnitten der Extremität. Der Kern bleibt dabei im Allgemeinen ein zähflüssiges, tropfenartiges Gebilde; seine gerundeten Oberflächen zeigen, dass er immer noch der Kugelform zustrebt. Daran kann er nur durch entgegenwirkende Kräfte gehindert werden. Wir schliessen daher, dass in der proximo-distalen Richtung Kern stärker gegen Kern drückt, als in irgend einer andern Richtung, und dass in letzter Linie sowohl die Spitze als die Basis der Säule, einer zusammengedrückten Spiralfeder gleich, in der Streckung gehindert sein muss. Basal ist es der tragende Gewebsabschnitt, an der Spitze muss es die Haut sein, welche Widerstand leistet.

Dass letztere sich gegenüber der Inhaltsmasse in einem gespannten Zustande befindet, wenigstens zur Zeit des Vorsprossens der Extremität und ihrer Theile, könnte experimentell erhärtet werden. Doch spricht schon die Glätte ihrer Oberfläche dafür und die Thatsache, dass dieselbe einer Kugelfläche sich nähert, so lange der Inhalt ein mehr flüssiger ist, dass die Seitenflächen sich in der Richtung von den vorwachsenden Spitzen zur Basis erstrecken, wenn in ihrem Innern Strebepfeiler sich ausbilden. —

So lange in einem von der Haut überspannten Gewebe die festeren Theile leicht gegeneinander verschieblich sind, indem sie durch reichlichere Lagen einer flüssigen Masse getrennt sind, wird eine

Digitized by Google

Druckzunahme an irgend einem Punkte nach irgend zwei Richtungen hin sich annähernd wie in einer Flüssigkeit nach allen Seiten hin ausbreiten und den Druck des Inhaltes gleichmässig steigern. Stösst aber in der Richtung der Druckzunahme festeres Element an festeres Element, ohne dass Ausweichen in erheblichem Grade möglich ist, so wird in der Reihe dieser Elemente Drucksteigerung stattfinden. Je grösser der Widerstand des einzelnen Elementes gegen die Compression ist, desto geringer ist für denselben Zuwachs von Druck in der einen Richtung die Ausdehnung des Elementes in den beiden andern, desto geringer auch die Arbeit, welche das Element nach jenen beiden Richtungen hin dabei leisten kann, desto mehr mindert sich also die Druckzunahme, welche die seitliche Umgebung jener Reihe durch die Verbreiterung der Elemente der letzteren für einen bestimmten Spannungszuwachs erfährt. Dies gilt nun auch von einer Gewebssäule im Ganzen; je fester gefügt sie selbst ist, desto mehr pflanzt sich der ganze Druck, welcher von einem ihrer Punkte aus wirkt, in dieser Säule allein fort.

In dem embryonalen Gewebe nun sind anfangs keine andern Elemente vorhanden, welche eine solche Function, festere Stützsäulen zusammen zu bilden, übernehmen könnten, als die Kerne. Man erkennt aber zugleich, dass sie an der gegenseitigen Verschiebung gehindert werden, wenn sich zwischen ihnen ein Alveolenwerk dichterer Substanz bildet.

Sind einmal die Alveolenwände derart dicht, dass sie das Austreten eines comprimirten, flüssigen Inhaltes verhindern und einer Abplattung der Alveolen, weil sie nur mit Vergrösserung der Wandflächen einhergehen kann, Widerstand leisten, dann kann die ganze Alveole zusammen mit ihrer Wand die Function übernehmen, die anfänglich der Kern hatte. Ihr Widerstand gegen Compression kann in diesem Falle durch eine perichondrale Gesammthülse noch vermehrt werden. Mit der Zeit mag die Substanz, welche die Alveolen scheidet, nun selbst erstarken, um die unterdessen etwas anders gewordenen mechanischen Leistungen der betreffenden stützenden Axe zu übernehmen.

So ist es beim Knorpel der Fall. Das hiermit erreichte Endziel ist aber durchaus nicht der einzige Vortheil, den ein derartiger Entwicklungsgang dem Organismus bringt. Das embryonale Stützgerüst übernimmt, wie mir scheint, noch bevor die äussere mechanische, locomotorische Leistung des betreffenden Organs in den Vordergrund tritt, eine bedeutsame Rolle, indem es Form und Volum des Theiles

Digitized by Google

bestimmen und erhalten hilft, bei der Aenderung dieser Beziehungen wesentlich betheiligt ist, für die übrigen Gewebsmassen andre physikalische Bedingungen schafft, sie z. B. von einem Theile des Gewebsdruckes entlastet und so zu einer Reihe von Entwicklungsvorgängen derselben in Correlation steht. —

Erkennen wir in der Ausbildung eines die Zellen zusammenhaltenden Alveolenwerkes eines der Mittel, durch welches die Festigung der Gewebe und die Ausbildung von Stützsäulen eingeleitet wird, so fehlt uns doch zur Stunde das Verständniss für die eigentlichen Ursachen. Nicht nur wird uns voraussichtlich noch lange unbekannt bleiben, warum gerade an dieser oder jener Stelle eine Zelltheilung und ein Wachsthum stattfindet; wir sind noch weit hinter den Botanikern zurück, indem wir in den seltensten Fällen wissen, an welchen Stellen hauptsächlich sich für bestimmte Stadien diese Processe abspielen. Es ist zwar ohne Zweifel gerade beim ersten Vorwachsen der Extremität die Zelltheilung in der Spitze, später in den mehrfachen Spitzen der Extremität besonders energisch; doch vermag ich keine genaueren Aufklärungen zu geben, ob etwa einzelne Localitäten noch ganz besonders bevorzugt sind. Wir müssen uns also für einmal mit der Angabe begnügen, dass die Zelltheilung zur Verdichtung der Gewebe in den axialen Partieen wesentlich beiträgt und wesentlich für das in proximo-distaler Richtung vorhandene Ueberwiegen des Gewebsdruckes verantwortlich zu machen ist. Ein zweites wichtiges Moment ist die Vergrösserung der einzelnen Elemente in den dichteren axialen Partieen; diese Vergrösserung wird namentlich da bemerkbar, wo deutliche zelltrennende Scheidewände gebildet sind; sie mag mit der alveolären Structur in einem gewissen Zusammenhang stehen, aber die eigentlichen Bedingungen der so auffallenden Erscheinung müssen noch als vollkommen räthselhaft betrachtet werden.

Zur Zeit, wo die Extremität zapfenförmig ist, zeigt sich nur in ihrer proximalen Hälfte der Gewebsdruck in proximo-distaler Richtung stärker und auf eine axiale Partie übertragen. Man findet daselbst eine erst allmälig schärfer sich sondernde Säule, mit in die Quere abgeplatteten Zellen resp. Kernen. Wenn an der Spitze Zehen auszuwachsen beginnen, bilden sich auch in diesen axiale Säulen. Früher oder später sondert sich distal von der basalen Säule, welche der Anlage des Humerus oder des Femur entspricht, die Zellmasse in zwei Säulen, während zwischen diesen und den Zehenaxen die Gewebs-

Digitized by Google

masse nur eine undeutliche Gliederung zeigt. So wird der Gewebsdruck zwischen dem Ende der Extremität und der Basis localisirt, aber nicht in allen Abschnitten der Länge im selben Grade.

An einzelnen Stellen, solchen in denen offenbar der Druck allseitig ziemlich gleich stark wirkt, und wenig Verschiebungen der Elemente vorkommen, so namentlich an einzelnen Stellen im Carpus und Tarsus sowie in der Gegend der Ellenbeuge und des Kniees, bei den zellreichern Extremitäten der Salamander im Allgemeinen mehr als bei den untersuchten Tritonen, bleibt das Gewebe lange Zeit, zum Theil sogar bis zum Auftreten von Knorpel, sehr ähnlich dem jungen axialen Gewebe; höchstens vergrössert sich Kern, Protoplasma und Scheidewand gleichmässig (Fig. 7, Taf. XVII).

Anderwärts dagegen, namentlich in den säulenartigen Anlagen, treten eine Reihe sonderbarer Formerscheinungen auf, welche die Structur des Gewebes sehr mannigfaltig und räthselhaft erscheinen lassen. Ein Theil derselben besteht in der schon erwähnten stärkeren Abplattung der Elemente und in einer Aufhellung und Vergrösserung derselben. Aber ein Blick auf Fig. 2 der Taf. XVII, in welcher eine derartige axiale Gewebssäule (des zweiten Fingers eines 8,5 mm langen Trit. taen.) skizzirt ist, zeigt, dass nicht alle Elemente des Bildes sich ohne Weiteres als Zellen und Alveolenwände auffassen lassen. Wir müssen uns deshalb zu einem genauen Studium dieser Gewebsveränderungen anschicken, und dies um so mehr, weil ihre Erkenntniss sowohl rückwärts auf die Natur der ersten zelltrennenden Schichten, als nach vorwärts auf diejenige der Knorpelgrundsubstanz einiges Licht wirft.

Solche quer zwischen den Zellen liegende dunkle Gebilde, wie sie in jenem Schnitte sich zeigen, finden sich mehr oder minder deutlich in allen säulenförmigen Anlagen der Extremitäten, sowohl bei Tritonen als bei Salamandra. Ich beschäftigte mich mit ähnlichen Gebilden schon bei der Untersuchung der Phalangenanlagen von Mäusen und Ratten, und fand sie nachher auch bei Lacerta. Ich möchte sie der Kürze halber als dunkle prochondrale Elemente bezeichnen, obschon sie auch noch im jungen Knorpel auftreten. Ihre Gestalt wechselt und kann auch mehr sternförmig sein.

Auffallender Weise hat bis jetzt, so viel ich weiss, nur Born auf ein Vorkommen ähnlicher dunkler Gebilde bei der ersten Entwicklung des Knorpels aufmerksam gemacht [1]).

[1]) Die dunkeln Elemente, welche Born gesehen hat, liegen wesentlich in der perichondralen Zone; ihre Entstehung ist ganz ähnlichen Wechselwirkungen der Gewebstheile zuzuschreiben, wie ich sie im Folgenden zur Erklärung

Digitized by Google

Es schien diesem Autor, als ob dieselben den ersten Anfang des von ihm in dem Centrum der Knorpelanlagen gefundenen ersten Maschenwerkes von Knorpelgrundsubstanz bildeten, und als ob dadurch gewissermassen der Anfang zur Abgrenzung der Embryonalzellen zu Knorpelzellen mit Kapseln gemacht würde. Im Folgenden wird sich bald zeigen, dass diese dunkeln Gebilde wirklich in einer gewissen Beziehung zu dem Auftreten der Knorpelgrundsubstanz stehen.

In Fig. 2 Taf. XVII erscheint die Mitte der axialen Anlage fast einer Geldrolle ähnlich geschichtet. Die Kerne sind bis zu schmalen Ovalen, zu Keil-, Biscuit- und Klöppelfiguren abgeplattet; so erscheinen sie wenigstens im Schnitte; in Wirklichkeit handelt es sich um Scheiben und Platten (*k*, *i*, *q*, *p*, *m*, *n*, *o*, *r*). Dabei sind die Kernpole meist noch gerundet. An den Breitseiten liegt so gut wie kein Protoplasma; dasselbe ist an die Schmalseiten der Kerne gedrängt, oft vorzugsweise an diejenige, welche der Mitte der Fingeraxe näher liegt. — Kern und Protoplasma der sehr stark abgeplatteten Zellen erscheint dunkler und stärker lichtbrechend. Namentlich wichtig sind die Stellen, wo der Zellenleib seitlich zu einem schmalen Keile comprimirt ist. Die Schneide wird nach der Spitze zu dunkler und dunkler, also wohl auch dichter. Der Kern grenzt sich hier nur undeutlich vom Protoplasma ab. Solche schmale dunkle Schneiden greifen oft zu mehreren, wie früher die spitzwinkligen Alveolen ineinander, oder überkreuzen und umgreifen sich. Dadurch entstehen besonders dunkle, schwarze Stellen. An andern Orten erscheinen solche dunkle Keile wohl genau als seitliche Fortsetzung eines Zellpoles der Lage nach; aber ihre Substanz hebt sich scharf von dem hellen Protoplasma, das am Kerne liegt, ab und umfasst dasselbe napf- oder kappenartig oder in Form eines Trichters. Dunkle Massen, in denen kaum eine Sonderung erkennbar ist, können sich nach zwei oder mehreren Seiten zu Zellen in dieser Weise verhalten; sie erscheinen dann als dunkle Schaltstücke. Endlich findet man dunkle Knotenpunkte, die einen kaum erkennbaren Rest eines Kernes in sich schliessen.

---

der prochondralen Elemente beiziehen werde; doch spielt dabei auch noch die Ausbildung geformter perichondraler Saftlücken eine grosse Rolle. Deshalb und weil derartige dunkle perichondrale Elemente sich bei Salamandrinen nur spärlich, in sehr ausgedehntem Maasse dagegen bei Reptilien und Säugern finden, verspare ich mir die Beschreibung ihrer Form, Entstehung und Verbreitung, und ich schicke nur voraus, dass es mir gelungen ist, auch in diesen Elementen umgewandelte Zellen und Protoplasmatheile zu erkennen. G. Born, Zum Carpus und Tarsus der Saurier. Morphol. Jahrb. II. pag. 20.

Digitized by Google

Die weniger abgeplatteten Zellen sind durch eine dünne Lamelle des primären Alveolenwerkes oder durch dickere dunkle Membranen, die seitlich oder in der Tiefe in die flügel- oder keilartig ausgezogenen Ränder dunkler Massen direct übergehen können, oder endlich durch grössere comprimirte Zelltheile und dunkle Elemente von einander geschieden. Fig. 2, 3 u. 4 (Taf. XVII) illustriren diese Verhältnisse.

In den dünnen Grenzlamellen wird man wohl zunächst Theile des primären Alveolenwerkes sehen müssen; dabei aber ist zu constatiren, dass dieselben sowohl in die leicht verdickten Zwischenmembranen, als in die Schneiden und Flügel der dunkeln Elemente ganz continuirlich übergehen. Was aber die dunkeln Elemente bebrifft, so habe ich ihre Deutung zu verschiedenen Zeiten und auf Grund verschiedener Präparate, jedesmal also in unabhängiger Schlussfolgerung versucht. Namentlich sind die zellreicheren axialen Anlagen von Salamandra, an denen allmäligere Uebergänge vorhanden, auch die Zellelemente grösser sind, günstig zum genauern Studium [1]).

---

[1]) Ich habe zunächst in Fig. 5 Taf. XVII eine Stelle an der Basis des ersten und zweiten Fingers (Vord. Extr.) eines 18,0 mm langen Feuersalamanders abgebildet, um zu zeigen, in welcher Weise ganze Zellen und Zellgruppen durch ihre Nachbarn zusammengedrängt werden (*d* und *c* zwischen *a* und *b*, *k* und *l* zwischen *m* und *n*, *v* zwischen *u* und *w*, *e* zwischen *b* und *g*, *i* zwischen *h* und *g*). *i* und *l* sind gleich Keilen verdichtet und spitzen sich in eine dünne Scheidewand aus, welche zwischen den Zellen zu beiden Seiten die einzige trennende Alveolenwand bildet. Die Stelle ist nicht einmal eine der sprechendsten.

Fig. 3 und 4 Taf. XVII sind nach zwei Stellen in der Axe des zweiten Fingers von einer 18,5 mm langen Larve gezeichnet. Man erkennt auch hier Fälle von noch wenig weit gediehener Einklemmung und Compression; so drängen in Fig. 3 die Zellen *c* (ausgefallen), *m* und *f* gegen *g*, *l* und *e*, in Fig. 4 *x* und *q* gegen *r* und *w*, *m* und *q* gegen *r*, *s* und *u* gegen *t* und *v* etc. Aber es bestehen alle Uebergänge in dem Grade der Compression bis zu dem Verhalten der Kerne *t* und *v* in Fig. 4, welche mit ihrem Protoplasma dunkle Keile bilden und mit den Schneiden dieser Keile zusammenhängen. Zugleich hat sich die optische Scheidung zwischen dem verdichteten Protoplasma und dem verdichteten Kerne verwischt. In Fig. 3 findet sich unten an der hellen Lücke *c*, welche durch Ausfallen eines Alveoleninhaltes entstanden ist, ein länglicher abgeplatteter Kern *g*, dessen dunkle Contour zugleich die Wand der Alveole bildet. Die dunkle Masse *e* in der Nähe ist offenbar ein ganz ähnliches Gebilde, aber quergeschnitten, das ebenfalls continuirlich in die dunkle Wandschicht der Alveole übergeht. Man wird nun auch geneigt sein, die dunkle Masse *d* als ein derartiges Verdichtungsproduct zu erklären und die dunkle Oberwand der Lücke *c*, welche die Alveolen *a*, *b* und *c* scheidet, als eine in die Fläche gepresste Protoplasmalage. Das Element *r* zwischen *o* und *s* zeigt sich links deutlich als Zellderivat, während die nach rechts ausgezogene Schneide mit den in Fig. 4 sichtbaren dunkeln Elementen zu vergleichen ist. Auch zwischen *w*, *x* und *y* (Fig. 3) findet sich eine ähnliche Uebergangsform.

Digitized by Google

Die Untersuchung führte immer zu demselben Schlusse, dass die dunkeln Elemente comprimirte Zellen und Zelltheile, namentlich comprimirte Protoplasmamassen sind, wobei letztere bald in den weniger veränderten Theil der Zelle noch continuirlich übergehen, bald sich von ihm geschieden haben und sich zu ihm verhalten wie eine umschliessende Alveolenwand. In letzterem Falle muss sich zwischen dem verdichteten Theil und dem Kern das weniger verdichtete Protoplasma vermehrt oder neugebildet haben.

Man versteht nun besser, warum die dunkeln Elemente sich gerade an den Anlagen der embryonalen Stützsäulen zahlreicher finden. Erst nach und nach festigt sich der Zusammenhang des Gewebes in denselben; Anfangs aber muss nothwendig eine langsame Verschiebung der Elemente gegeneinander mit Aenderungen des Druckes auf das zwischeneingesprengte Protoplasma stattfinden. Ja wir ahnen, dass die Eigenschaft des peripheren Protoplasmas der jungen axialen Zellen, unter Mitwirkung von Druck zu widerstandsfähigen Membranen verwandelt zu werden, wesentlich dazu mithilft, gerade an denjenigen Stellen, die Anfangs am meisten unter der Verschiebung der Elemente zu leiden haben, einen festern Zusammenhalt herzustellen.

Wenn in keilförmig comprimirten, mit den Schneiden zusammenhängenden Zellen die Kerne so zu sagen wieder Luft bekommen, so dass sich an ihrem Pole neues, helles Protoplasma anhäuft, entsteht ein kernfreies dunkles Element, welches napf-, oder kelch-, oder trichterartig die Zellpole umgreift. — Hinwiederum können stattliche Zellenleiber in ungünstigere Verhältnisse kommen, und neue Protoplasmatheile werden an das schon bestehende verdichtete Gerüst angeknetet, entweder indem der eigene Kern nach der Peripherie hindrängt, oder indem das Protoplasma von aussen her durch fremde Massen gefasst wird.

Es handelt sich jedenfalls dabei um eine sehr ungleiche Vergrösserung und Widerstandsfähigkeit der Elemente. Jene comprimirten Zellentheile und Zellen wechseln mit schönen Zellen bei denen in Folge des Widerstandes, den die Alveole selbst der Compression entgegensetzt, die Kerne oft kaum festgeklemmt und leicht abgeplattet sind. Zwischen den deutlichen Alveolen finden sich als Trennungsschichten nicht blos Theile des primären Alveolenwerkes, oder zu Membranen comprimirtes Protoplasma, oder kernhaltende comprimirte Zellen selbst, sondern auch ganze Gruppen von deformen

Digitized by Google

mit ihrem Protoplasma zu einer festen Kittmasse zusammengebackenen Kernen [1]).

Aus alle dem erkennen wir, dass die einzelnen Zellen des Gewebes sich gegenseitig bedrängen und gleich den Schösslingen eines Saatfeldes einen beständigen Kampf um ihre bessere oder schlechtere Existenz führen. —

Die der Erforschung der dunkeln Elemente zugewendete Sorgfalt erscheint nicht überflüssig, weil sie auch über die Bedeutung der primären Verdichtungsschichten im axialen Protoplasma einigen Aufschluss gibt. Wir machten oben schon wahrscheinlich, dass letztere protoplasmatischen Ursprungs sind. Jetzt sehen wir einzelne Theile des Alveolenwerkes durch verdichtetes Protoplasma verstärkt werden, und zwar so, dass vollständige Verschmelzung zwischen beiden Substanzen eintritt. Diese neuen Lagen werden, um eine schematische Unterscheidung zu machen, bald von aussen, d. h. von Seite des eigenen Zellkernes her, gegen die schon bestehenden dichten Lagen gedrängt, bald zwischen zwei schon verdichtete Schichten gefasst.

Diese Thatsachen zeigen einmal, dass die primär gebildeten Trennungsschichten und die dem Protoplasma entstammten neu hinzukommenden ähnlicher Natur sind. Sodann drängen sie zu der Vermuthung, dass auch bei der Bildung der ersten dichtern Grenzschichten zwischen den axialen Zellen rein mechanische Momente mit im Spiel sind. Wir finden auch im indifferenten axialen Gewebe facettirte Kerne, auch dort solche, die stärkere Eindrücke empfangen, napfartig gehöhlt oder auch mit dem angrenzenden Protoplasma keilartig verdichtet werden; auch dort sieht man häufig die Substanz zwischen zwei Zellen in ihrer ganzen Breite verdichtet, und gegen Isolirungsversuche widerstehend. Ganz geringe

[1]) In den säulenförmigen Anlagen muss die Verschiebung der Kerne anfangs in ziemlich ausgedehntem Maasse vor sich gehen; man findet stattliche Kerne einseitig keilartig eingeklemmt, diese müssen nach aussen drängen; man findet oft das Protoplasma einseitig um den axialen Pol des Kernes gehäuft, namentlich an der Peripherie der Anlage, was auch für ein Andrängen der Kerne nach aussen spricht; es sieht oft aus, als ob sowohl der Kern als ein flüssiger Theil des Protoplasmas ausgepresst werde und nur eine dichtere Protoplasmahülse zurückbleibe; namentlich sprechen dafür Bilder, wo das dunkle Element bis an die Peripherie der Anlage reicht, und dort napfartig um einen kleinen glänzenden Tropfen sich schliesst, der nicht mit Sicherheit als Kern zu erkennen ist; man findet auch Bilder, wo zwischen Kern und Grund des Napfes ein in den Kern vorgetriebener flüssiger Tropfen zu stecken scheint.

Digitized by Google

Druckschwankungen, welche z. B. durch stärkeres Wachsthum oder durch Zellvermehrung bald an diesem, bald an jenem Punkte hervorgerufen sind, genügen ja, um die Lagerungsverhältnisse im Einzelnen etwas zu ändern. Hier und dort kann sich der dem Kern zunächst gelegene Theil des verdichteten Protoplasmas auflockern und durch frisch zugeführtes Nährmaterial wachsen, um unter Umständen später wieder nach aussen gedrängt und verdichtet zu werden. Es sind dann die dichteren Schichten zugleich die älteren; jene Annahme schliesst also nicht aus, dass sie zugleich tiefere Structurveränderungen erfahren haben können.

D. Die Knorpelgrundsubstanz.

Die ersten Spuren; ihr Auftreten im primären Alveolenwerk und im comprimirten Protoplasma der dunkeln Elemente; Gleichartigkeit beider Substrate. — Vermehrung des Alveoleninhaltes. Spannung der Scheidewände. Architektur des jungen Knorpels. — Schicksal der prochondralen Elemente. — GOETTE's II. Typus der Knorpelbildung. — Beziehungen des Knorpels zum peripheren Gewebe. Perichondrales Wachsthum. —

Bei Untersuchung ungefärbter oder mit Carmin, ja mit Bismarckbraun behandelter Präparate kann man die ersten Spuren von Knorpelgrundsubstanz schwer auffinden. Viel sicherer gelingt dies an Objecten, die in der Eingangs auseinandergesetzten Weise behandelt sind [1]).

Man kann namentlich an säulenförmigen Anlagen diese homogene Substanz erst an einem beschränkten Theile der Peripherie einzelner Zellen hier und dort auftreten sehen. Diese Stellen mehren sich, sie schliessen sich zusammen, bis die Veränderung über einen grössern Gewebsabschnitt verbreitet ist. — In andern Fällen wieder, namentlich wo das Gewebe gleichmässiger sich verhält, entwickelt sich auch

[1]) Weil aber, wie ich vorausschicken will, das Auftreten der Knorpelgrundsubstanz in der Modification eines schon vorhandenen Substrates besteht, so wird bei der allmäligen Entwicklung des Processes stets streitig bleiben, ob beim Beginn der Umwandlung das Gewebe schon als Knorpel anzusehen ist, oder nicht. Durch andauernde Uebung in der Beobachtung dieser Verhältnisse habe ich mir eine gewisse Gleichmässigkeit der Beurtheilung angewöhnt: Für mich beginnt die Verknorpelung da, wo ich mit starken Systemen eine homogene Beschaffenheit der Parietalsubstanz und einen röthlichen Schimmer derselben entdecken konnte, und zwar durfte diese Beschaffenheit nicht etwa blos an den Rändern einzelner Körner auftreten.

Digitized by Google

die Knorpelgrundsubstanz überall gleichzeitiger, so dass es schwerer ist, den Grad der Entwicklung genau zu charakterisiren [1]).

An jenen Stellen, wo sich dunkle Elemente finden, durchzieht bald ein röthlicher Glanz die dunklen Massen. Wo in diesen noch eine undeutliche Sonderung zwischen ineinander greifenden Protoplasmafortsätzen besteht, erkennt man, dass die Veränderung gerade auf die dichtern Grenzschichten localisirt ist. An dunkeln Elementen, die einem Zellfortsatz oder einer Zelle entsprechen, sieht man deutlich die homogene, glasig aussehende, glänzende, röthliche Substanz die periphere Schicht des Körpers bilden, mit dem Protoplasma in innigem Zusammenhang. Da endlich, wo dunkle membranartige Schichten zwischen Kernen oder Alveolen eingeklemmt sind, erscheinen diese in ihrer ganzen Substanz verknorpelt. Ja die Knorpelgrundsubstanz bildet bald die Schneiden comprimirter Protoplasmakeile in ihrer ganzen Dicke. —

Es ist kein Zweifel daran, dass die Verknorpelung sowohl die primären Verdichtungsschichten als auch die secundär dazu gefügten stärkern Verdichtungen des Protoplasmas ergreift. Dies ist eine neue und schwerwiegende Thatsache zu Gunsten der Annahme, dass das primäre Alveolenwerk so gut wie die protoplasmatischen Theile der dunkeln Elemente durch eine directe Umwandlung des peripheren Protoplasmas entstehe; ja die Vermuthung erscheint nicht zu gewagt, dass auch bei der Bildung des ersteren das grob mechanische des Processes darin bestehe, dass ältere Protoplasmatheile in peripheren Lagen zusammengedrängt und verdichtet werden.

Eine andere Frage ist diejenige, ob auch bei der Umwandlung des primären Alveolenwerkes in Knorpelgrundsubstanz so naheliegende mechanische Einflüsse mitspielen. Auf die Beantwortung dieser Frage muss ich verzichten. — Doch sei es mir gestattet auf einige physikalische Beziehungen, die bei der weitern Entwicklung des jungen Knorpelgewebes von Bedeutung sind, hinzuweisen.

Ich habe schon oben darauf hingewiesen, dass mit der Bildung einer geschlossenen Alveolenwand rings um das Protoplasma eine

---

[1]) Fig. 7 Taf. XVII mag zeigen, wie in mehr gleichmässig entwickeltem Gewebe an den dunkeln Randflächen concaver Kernfacetten, oder an isolirten Scheidewänden von Alveolen der erste röthliche Schimmer deutlich wird.

Digitized by Google

einseitige Compression, welche die Form der Alveole von derjenigen einer Kugel weiter entfernt, nothwendig mit Dehnung der Wand verbunden sein muss. Dasselbe ist natürlich der Fall, wenn der Inhalt der Alveole sich vermehrt. Da beide Ursachen unzweifelhaft wirksam sind, so wird schon dadurch wahrscheinlich, dass die knorpligen Alveolenwände sich sehr oft wie gespannte Membranen verhalten müssen; einmal ändern sich die mechanischen Wechselbeziehungen zwischen einem Complex von Alveolen und ihrer Umgebung und zwischen den einzelnen Alveolen selbst fortwährend; sodann zeigen ganz allgemein die jungen Alveolen vor und nach dem Auftreten der Verknorpelung eine Tendenz zur Vergrösserung. Ich habe diese Vergrösserung durch Messungen bestätigt gefunden. Diese Vergrösserung ist schon früh ein sehr wesentlicher Factor bei dem Druck der Gewebstheile gegeneinander und sie wird es immer mehr. Waren schon in den säulenartigen vorknorpligen Anlagen einzelne Alveolenwände zum Theil so gefestigt, dass sie einer Dehnung Widerstand leisteten, so ist dies im jungen Knorpel noch mehr der Fall.

In einem vollständig gleichmässig wachsenden regelmässigen Alveolenwerk, dessen Wände überall gleich dick sind, müssen die einzelnen Räume die Gestalt von Dodekaedern haben. Durch Verdickung der Wände gegen die Ecken hin können diese biconvex und die Alveolen zu Kugeln werden. Man findet Stellen jungen Knorpelgewebes, deren Alveolen annähernd Dodekaeder sind, wo die Wände also je als Flächen von vier Dreikanten in den Knotenpunkten zusammentreffen, so z. B. am Ende des Humerus bei Salamandra. Meist besteht keine so regelmässige Anordnung. Bei der Spannung einer Membran wird auf die Ränder ein Zug ausgeübt. An den einzelnen Kanten und Knotenpunkten des Knorpelalveolenwerkes halten sich nun die einzelnen Zugkräfte nicht immer das Gleichgewicht; die Winkel werden dadurch verschoben, kurz es folgt hieraus eine ganze Reihe von besondern Beeinflussungen der Gewebsstructur.

Hält man an der Vorstellung fest, dass die Alveolenwand bald durch den Druck des Inhaltes der anliegenden Alveolen, bald durch Zug auf die Ränder der Scheidewände gespannt ist, so gewinnt die Mannigfaltigkeit der Anordnung des Alveolenwerkes an Interesse. Dann erklärt sich die Beobachtung, dass die einzelnen Wandstücke mit wenig Ausnahmen möglichst ebene oder gleichmässig gekrümmte Flächen bilden; dass da, wo einzelne Alveolen stärker wachsen, die Wände in die am Ausweichen gehinderte Nachbarschaft kuglig vorgetrieben werden, dass da, wo ein Complex von Alveolen

Digitized by Google

sich stärker entwickelt, umgebende Alveolen comprimirt erscheinen, dass Theile ihrer Wände gedehnt werden und sich zu concentrischen Flächen um jenes wachsende Centrum zusammenfügen. Sehr schön zeigt sich letzteres z. B. im Carpus, wo an einem ursprünglich continuirlichen und fast gleichmässig entwickelten Alveolenwerke in einzelnen Centren das Wachsthum durch Alveolenvergrösserung rascher fortschreitet; hier bilden die dem Centrum zugekehrten Wandflächen der peripheren Alveolen mehr und minder deutlich zusammenhängende grössere, gekrümmte Flächen, die concentrisch zu jenen Centren verlaufen [1]).

Wir sehen also in zahlreichen Verhältnissen Beweise für das Bestehen eines Druckes des Alveoleninhaltes gegen die Alveolenwand, und für die Fähigkeit der Knorpelscheidewände, der Dehnung Widerstand zu leisten.

Ich will mich mit diesen Andeutungen über die mechanischen Momente bei der Entwicklung des jungen Knorpels begnügen und des weiteren Schicksales der dunkeln prochondralen Elemente noch mit einigen Worten gedenken.

Schon vor der Verknorpelung also wird ein Theil der eingeklemmten Kerne selbständig, indem sich reichlicher helles Protoplasma um sie oder an ihren Rändern sammelt, so dass eine Alveole deutlich wird. In manchen jungen Knorpelanlagen sind die dunkeln Elemente im Anfang noch zahlreich; man sieht dieselben aber bald spärlicher werden. Kernhaltige Formen werden oft zu langen schmalen Stäben (auf Schnitten) mit feinen Protoplasmaspitzen an den Enden. Andere

[1]) Auch an den langen säulenförmigen Anlagen, z. B. des Radius, der Ulna treten derartige Erscheinungen zu Tage. Hier vergrössern sich die mittleren Zellen bald in ausserordentlichem Maasse, ohne dass dabei ihre Wand entsprechend dicker wird. Dabei ist zu berücksichtigen, dass in der Mitte der Axe die Zellen gemeinsam umkapselt sind und zwar seitlich durch das Perichondrium und die starken peripheren Alveolenwände, gegen die Gelenkenden hin durch Zonen sehr starkwandiger Alveolen.

Bei der Vergrösserung dieser letztern nun kann das noch näher den Gelenkenden gelegene schwächere Alveolenwerk comprimirt werden (unter Dehnung der Wände), ja gegen die Ränder der Säulenbasis kann unter Umständen eine grössere Verschiebung der Alveolen und eine gestrecktere Zusammenfügung der Widerstand leistenden, senkrecht zur Richtung des Druckes stehenden Glieder des Alveolenwerkes bewirkt werden. So entsteht auch hier eine Art besondrer Architectur des jungen Gerüstes von Knorpelgrundsubstanz, auf welche von anderer Seite schon aufmerksam gemacht worden ist.

Digitized by Google

Umwandlungen, z. B. ein querer Zerfall der dunkeln Massen, wie Fig. 6 Taf. XVII ihn zeigt, mögen Trugbilder der Behandlungsmethode sein. In noch spätern Stadien zeigen sich zwar auch noch solche in die Quere abgeplattete Elemente; aber die dunkeln Schneiden und flügelartigen Fortsätze sind überall verschwunden. Auch die am meisten veränderten der Gebilde zeigen wieder deutliche Kerne und an den Polen helles, wenig körniges Protoplasma. Wenigstens die grosse Mehrzahl der eingeklemmten Zellen scheint also früher oder später ihre Selbständigkeit wieder zu erlangen, aber nicht ohne — von ihrer Substanz eingebüsst zu haben. Alle peripheren, schneidenartig ausgepressten Theile der dunkeln Elemente sind offenbar in die Knorpelgrundsubstanz mit einbezogen worden; die Kerne aber mit ihrer nächsten Umgebung haben sich, wie es scheint, allmälig von dem erlittenen Schaden wieder erholt, neues Protoplasma um sich gesammelt und sich in eine richtige Alveole eingebettet.

Einige Bilder, welche möglicher Weise auch andre Untersucher, wie mich Anfangs, getäuscht haben oder noch täuschen möchten, bedürfen noch kurz der Erwähnung.

Man sieht mitunter, z. B. an den Rändern jüngster Knorpelanlagen in säulenförmigen Axentheilen oder auch im Carpus und Tarsus breite, blasse, röthliche Felder, welche als erste Spur von Verknorpelung grösserer Protoplasmamassen aufgefasst werden könnten.

Fig. 8 soll dies illustriren. Sie ist nicht nach einer einzigen Einstellung gezeichnet, sondern so, wie das Präparat, mit durchsichtigen Substanzen modellirt, erscheinen müsste. Der Knorpel ist in der Zeichnung besser als im Schnitte zu erkennen. Man überzeugt sich bei genauer Untersuchung, dass auf den breiten Schaltstücken von Knorpelgrundsubstanz noch blasse Zellreste liegen, wie zwischen *a*, *b*, *c*, *g* und *d*, oder dass Nischen bestehen, aus denen Zellen ausgefallen sind, wie an dem breiten Feld zwischen *d*, *g*, *l* und *i*, oder dass von der Seite her ein Alveolenlumen sich weiter in die rothe Substanz hineinerstreckt, wie unten rechts von *a*, rechts von *l* u. s. w. Die Blässe der Knorpelgrundsubstanz erscheint nun nicht mehr räthselhaft, da es sich um membranöse Theile handelt, die zum grossen Theil von der Fläche gesehen werden. Statt umfänglicher nur leicht röthlicher Schaltmassen handelt es sich um dünne Membranen recht gut ausgebildeter Knorpelgrundsubstanz.

Digitized by Google

Sicher wurde man anfänglich durch das trügerische der Bilder an einen von A. Goette auseinandergesetzten Modus der Knorpelbildung erinnert. Nach diesem Autor entsteht nämlich der Knorpel in zwei etwas von einander verschiedenen Weisen: Einmal in einem Gewebe, dessen Zellenleiber optisch gesondert sind, ohne dass deswegen eine trennende Substanz optisch erkennbar wäre; die Peripherie des Zellenleibes soll sich nun zur ersten Knorpelkapsel verdichten. In den Trennungsflächen aber bilde sich die homogene Knorpelgrundsubstanz als unmerkliche Abscheidung der Zellen; dazu sollen sich abgelöste Schichten derselben Zellen gesellen, die Knorpelkapsel (primäre Schädeltheile, Seitenplatten und Bögen der hintern Schädelbasis).

Bei dem zweiten Modus sollen die Anfangs gesonderten Zellenleiber wieder verschmelzen. Secundär sondern sich in der zwischen den Kernen liegenden Masse centrale Bezirke, welche die Kerne umgeben und periphere zusammenhängende Schaltmassen, welche zur Knorpelgrundsubstanz werden (secundäre Schädeltheile, vorderer Theil der Schädelbasis, Bögen der Rumpfwirbel u. s. w.) [1].

Als Beweisstellen für das Vorkommen dieses zweiten Typus möchte man die erwähnten Bilder im ersten Augenblick auffassen; man vermeint breite Schaltmassen, die gleichmässig den ersten Beginn der Verknorpelung zeigen, vor sich zu haben. Aber wo ich auch genauere Untersuchung vornahm, überzeugte ich mich, dass eine andere Deutung zulässig ist. Damit will ich nicht sagen, dass Goette sich hat täuschen lassen; ich habe nicht dieselben Gewebe untersucht wie Goette, habe auch a priori nichts gegen die Möglichkeit einer mehr gleichzeitigen Verknorpelung breiterer Schaltmassen einzuwenden. Nach meinen bisherigen Befunden allerdings tritt der erste Knorpel mehr in flächenhafter Verbreitung auf, an dünnen vorknorpligen Scheidewänden in der Mitte, an breiteren verdichteten Massen (dunkle Elemente) ungefähr an den Randflächen.

Wenden wir uns nun zu den Beziehungen zwischen der jungen Knorpelanlage und ihrer Umgebung.

In dem peripheren Gewebe liegt bald junges Protoplasma reichlich und locker um die Kerne gehäuft, bald bilden verdichtete Theile

---

[1] A. Goette. Die Entwicklungsgeschichte der Unke. 1875, pag 361, 366 u. a. a. O.

Digitized by Google

desselben Zwischenschichten zwischen solchen Zellcentren und Verbindungsbrücken von einer Zelle zur andern. Die verdichteten Theile verbinden sich hier und dort zu einem Alveolen- oder Balkenwerk, das zwischen den bei seinem Aufbau nicht betheiligten Zellen liegt [1]).

Die umschlossenen Zellen können um so mehr selber wieder durch Fortsätze und Membranen zusammenhängen, je unvollständiger die trennende Substanz zu Alveolen sich schliesst, und je mehr sie in einzelne Balken und Brücken zerfällt. Man denke sich dieses gegenseitige Verhältniss möglichst schwankend, als ein wechselvolles Spiel geometrischer Anordnung. Nur ist dabei im Auge zu behalten, dass die Sonderung der sich überkreuzenden Fortsätze von einander und der Membranen von den angrenzenden Zellen nur stellenweise vollständig, durch Bildung continuirlicher Spalten und Gewebslücken, zu Stande kommt; häufiger besteht Continuität vom dichteren zum weniger dichten Protoplasma, wenigstens in einzelnen Brücken und Netzen. Auch an diesen Stellen sonderten sich nämlich secundär dichtere Substanzen von flüssigeren. Dadurch nahm die Mannigfaltigkeit der Anordnung zu, in verwirrender Weise für denjenigen, dem ein genetischer Gesichtspunkt fehlt.

Zwischen dem Alveolenwerk des jungen Knorpels und dem aus Protoplasma gebildeten complicirteren Alveolen- und Netzwerke des perichondralen und interstitiellen Gewebes besteht nun eine vollständige Continuität [2]). Die Aehnlichkeit beider Gewebe wird dadurch vollkommener, dass auch im jungen Knorpel Anfangs oft einzelne Zellen weniger deutlich in Alveolen von der dichtern Substanz gesondert sind, vielmehr den Scheidewänden

---

[1]) Bei Schlüssen über die Structur von Geweben, welche mit Chromsäure behandelt sind, ist wohl eine gewisse Vorsicht zu beobachten bezüglich feiner Einzelheiten in der Anordnung der erhärteten Materialien. So mag die Substanz des protoplasmatischen Maschenwerkes des ganz jungen Interstitialgewebes erst durch die Erhärtung eine so fein und zart reticulirte Beschaffenheit bekommen haben; im Ganzen aber wird die Vertheilung seiner Balken und Septa, die Lage derselben zu den Kernen und den mit Flüssigkeit erfüllten Lücken, es wird auch der Wechsel in der Dichtigkeit der Substanz den Verhältnissen während des Lebens conform sein.

[2]) Namentlich schön zeigen dies etwas macerirte Larven, etwa solche, die bei dem Transport in den Gläsern gestorben sind, sonst aber ganz ebenso behandelt wurden wie die übrigen. Der junge Knorpel hat hier an seinem Turgor eingebüsst; die Kerne sind kleiner, die zarten Scheidewände schlaffer, verhältnissmässig weniger, auch nicht so homogen gefärbt, wie sonst. Dadurch werden die Alveolenwände noch ähnlicher den unvollständigeren Alveolenwänden jener peripheren Gewebe.

Digitized by Google

eng eingelagert scheinen. Es musste nun von Interesse sein, Stellen zu untersuchen, an denen das junge periphere Gewebe nicht nur topographisch in den Knorpel übergeht, sondern offenbar auch wirklich zu Knorpel wird. Dieser Vorgang ist an verschiedenen Stellen, z. B. am Humerus und Femur bei Salam. mac. in frühen Stadien zu beobachten. Namentlich deutlich aber ist der Process an der Peripherie der Scapula bei ca. 18 mm langen Larven dieses Thieres. Das Gewebe, welches die schon gebildete knorplige Anlage umgiebt zeigt im Allgemeinen jenes oben angedeutete wechselnde Verhalten. Gegen den schon gebildeten Knorpel hin stehen sich die Kerne etwas näher; die Gewebslücken und lockeren Stellen verschwinden; die Balken und Membranen von peripherem Protoplasma schliessen sich dabei mehr und mehr zu einem dichteren Gefilze, zu vollkommenen Alveolen, welche senkrecht zur Oberfläche der Scapula abgeplattet sind. Die Wände dieser Alveolen hängen aber, mit dem Protoplasma der umschlossenen Zellen ganz continuirlich zusammen. Dieses Alveolenwerk geht nun allmälig in dasjenige des Knorpels über. Man hat den Eindruck, als ob letzterer nur dadurch ausgezeichnet sei, dass in ihm die von den Kernen am weitesten abstehenden Theile des Gefilzes zu einer continuirlichen Membran sich schlössen.

Jedenfalls zeigen auch diese Befunde, dass die Knorpelgrundsubstanz mitten in dichter, aus peripherem Protoplasma hervorgegangener Substanz sich bildet, ferner, dass der Knorpel anfänglich dem jungen peripheren Bindegewebe sehr nahe steht. Das Substrat für die spätern Differenzirungen in beiden ist, wie es scheint, wesentlich dasselbe: peripheres Protoplasma oder ein festeres Umwandlungsproduct des letzteren, welches membranbildende Eigenschaften hat.

Digitized by Google

E. Die Knorpelkapseln.

Theorie von Remak & Heidenhain. — Versuch, die Kapsel als secundäre Verdichtung der Grundsubstanz hinzustellen: Wanddruck in den Alveolen. Beschränkte Wirkung eines Ueberdruckes an einer Stelle eines Alveolenwerkes auf die Umgebung; Entlastung der Peripherie durch den Dehnungswiderstand der centralern Schichten. Analoges in einer zusammenhängenden elastischen Masse. Anwendung auf den Knorpel. — Mehrfache Kapseln. — Riesenalveolen und Riesenkapseln.

Der Wechsel der Ansichten über die Structur und Bildung des Knorpels ist in den histologischen Lehrbüchern und in Specialarbeiten so gut und genau auseinandergesetzt, dass ich mich mit dem blossen Hinweis auf diese Darstellungen begnügen und nur auf wenige Punkte näher eingehen will. Schon früh bestrebten sich verschiedene Forscher die Knorpelgrundsubstanz als Umwandlungsproduct des Zellprotoplasmas darzustellen.

Remak [1]) hat das Verdienst, dies zuerst in entschiedener Weise gethan zu haben. Schon im Jahre 1852 zeigte er, dass in den Kopfknorpeln von Froschlarven, am Processus ensiformis von jungen Kaninchen, von Schweinen, Schafen und Rindern, am Kehldeckel des Schafes einfache oder mehrfach ineinandergeschachtelte Knorpelkapseln vorhanden sind, welche ein oder zwei Zellen, oft bei mehr als einer Zelle auch eingeschachtelte Tochterkapseln enthalten. Die den Zellen näheren Kapseln sind am schärfsten deutlich. Damals complicirte Remak seine Auffassung, indem er wie bei den Pflanzenzellen secundäre, von der Zelle gebildete, äussere Zellmembranen annahm, auf deren Innenseite die Knorpelgrundsubstanz sich ablagern sollte. Schon drei Jahre später legte er aber in seinem classischen Hauptwerke auf diese secundäre Zellmembran kein Gewicht mehr [2]) und schilderte überhaupt den Vorgang in einer durchaus vorurtheilslosen Weise so, dass ich ihm noch heute vielfach beistimmen kann.

Heidenhain [3]) sprach sich gegen das Bestehen von jeder der

---

[1]) R. Remak, No. 1, Ueber die Entstehung des Bindegewebes und des Knorpels. J. Müller's Arch. 1852, pag. 63.

No. 2, Untersuchungen über die Entwicklung der Wirbelthiere. 1855.

[2]) No. 2, pag. 171: »Ob diese Blase, die wir Knorpelblase oder Knorpelkapsel nennen wollen, durch Verdickung der Zellenmembran« (der äussern) »oder durch Ausschwitzung an der Innen- oder Aussenfläche der Zellenmembran sich bilde, ist für unsern Zweck gleichgültig.« —

[3]) R. Heidenhain. Zur Kenntniss der Structur des hyalinen Knorpels. Studien a. d. physiol. Inst. zu Breslau. II. pag. 1. 1863.

Digitized by Google

beiden Zellmembranen aus. Es gelang ihm durch verschiedene Reagentien im Knorpel erwachsener Frösche die capsuläre Schichtung deutlich zu machen. Er glaubte auch erste knorplige Kapseln im jungen Bildungsgewebe, an jeder Zelle eine besondere, beobachtet zu haben und schloss, dass die ganze Grundsubstanz des Knorpels sich durch successive Formung einzelner Schichten aus den einzelnen Zellen bilde.

Man wird sich sagen müssen, dass eine solche schichtweise Bildung auch dann vorhanden sein könnte, wenn die allererste Schicht nicht als eine jeder Zelle besonders zukommende Kapsel, sondern als eine von den zusammenstossenden Zellen gleichzeitig gebildete Schicht aufträte. Wenn daher unsre Untersuchung ergeben hat, dass die ersten Knorpelscheidewände wirklich in der Regel eine einheitliche Zwischenschicht darstellen, so beweist das noch nichts gegen die schichtweise Ablagerung im Sinne der REMAK - HEIDENHAIN'schen Theorie. Nur wird der von HEIDENHAIN geführte positive Nachweis dafür, dass die Schichten, in welche die Knorpelgrundsubstanz zerfällt werden kann, wirklich Zellderivate sind, durch dieses Ergebniss, wenn es richtig ist, in Frage gestellt.

Da HEIDENHAIN, abgesehen von der Zusammensetzung der allerersten Knorpelscheidewände aus zwei Lagen die Schichtung der Grundsubstanz nur an ältern Thieren dargethan hat, die REMAK'schen Angaben aber von concentrischer Schichtung embryonaler Knorpel sich auf Stadien beziehen müssen, in welchen die Knorpelscheidewände auch schon eine bedeutendere Dicke haben, so beruhen die wirklichen Stützen der REMAK-HEIDENHAIN'schen Theorie zur Zeit wesentlich nur in der Schichtung von älteren Knorpeln mit reichlicherer Grundsubstanz.

Es erscheint mir nun nicht unmöglich, die Entstehung der bekannten Kapsel in älteren Knorpeln, und die von RAMAK und HEIDENHAIN nachgewiesene concentrische Schichtung in anderer Weise zu erklären.

Schon HENLE, AEBY [1]), FREUND [2]) hatten die Kapsel anders ge-

[1]) CH. AEBY: Ueber die Symphysis ossium pubis des Menschen, nebst Beiträgen zur Lehre vom hyalinen Knorpel und seiner Verknöcherung. Zeitschr. f. rat. Med. 3. Reihe, Bd. IV. (1858). pag. 1.

[2]) W. A. FREUND, l. c., Beiträge zur Histologie der Rippenknorpel im normalen und pathologischen Zustande. Breslau 1858.

Digitized by Google

deutet. Der für uns wichtige Punkt ihrer Darstellungen besteht darin, dass die Kapsel durch Umwandlung schon gebildeter Knorpelgrundsubstanz entstehe. Dieser Deutung möchte ich mich anschliessen.

Ich habe oben schon auseinandergesetzt, dass wir die junge Knorpelalveole aufzufassen haben als eine Blase, deren Wand mehr oder weniger gespannt ist. Trotzdem nimmt an den meisten Stellen die Grösse der Alveolen zu. Die Dicke der Wand kann dabei abnehmen, wenn wenig neue Substanz zugefügt wird, sie kann im richtigen Verhältnisse zum Wachsthum der Alveole sich verdicken, oder aber relativ stärker werden. Je nachdem dies geschieht ändert sich die wirkliche Spannung der Alveolenwand, ihre Form und ihre Lage zum umgebenden Gewebe. Doch wirkt ein Zuwachs des Druckes auf die Innenwand irgend einer Alveole, so lange er diese bei isolirter Lage der Alveole noch auszudehnen im Stande wäre, auch auf die Umgebung, und es bildet gleichsam jede folgende Schicht umgebender Alveolen mit ihren Wänden eine Hülse, welche der Ausdehnung des von ihnen umschlossenen Bezirkes Widerstand leistet. Schon oben wurde erwähnt, dass diese Wirkung oft sehr schön in einer besondern Architektur der Knorpelgrundsubstanz zu Tage tritt, indem bei starkem Druckzuwachs von einem Centrum aus die beiden Oberflächen der senkrecht zu dieser Druckrichtung stehenden Alveolenschichten sich strecken, und die einzelnen Alveolenwände, welche diese Oberflächen bilden, ihre Spannungen gegenseitig directer auf einander wirken lassen. — Umgekehrt darf man beim Vorhandensein offenbar gespannter hüllender Schichten schliessen, dass nicht dem ganzen Drucke der centralen Alveolen durch die Spannung der ihnen eigenen Wände das Gleichgewicht gehalten wird. So kann z. B. in den dünnwandigen Alveolen, die in der Mitte von säulenförmigen Knorpeln zu bestimmter Zeit auftreten, trotz der Dünnheit und Schlaffheit der Alveolenwände der Druck des Zellinhaltes ein sehr hoher sein, wegen der starken Gesammthülle, und eine derartige Combination kann ein Stützorgan von grosser Widerstandskraft im Ganzen darstellen.

Der Leser, der uns bis hieher zu folgen die Geduld hatte, wird nun im Stande sein a priori anzugeben, was geschieht, wenn in einem weithin ausgedehnten dünnwandigen Alveolenwerke an einem Punkte eine Alveole sehr starke Vergrösserung des Wanddruckes erfährt. Zunächst wird die Wand der Alveole selbst gedehnt und centrifugal verschoben werden. Dabei muss die nächstumliegende Alveolen-

Digitized by Google

schicht, welche nicht gesprengt werden kann, ebenfalls nach aussen gedrängt und gedehnt werden; die Kraft aber, welche dies bewirkt, ist um so geringer, je grösseren Widerstand schon die Wand der centralen Alveole der Vergrösserung des Inhaltes entgegensetzte. Analog, nur noch geringer als auf die erste Schicht von hüllenden Alveolen ist die Wirkung auf die zweite; kurz — in einer gewissen Entfernung vom Centrum wird die von demselben ausgehende Wirkung gar nicht mehr zu spüren sein.

In einer compacten der Dehnung fähigen, aber der Dehnung Widerstand leistenden Substanz geschieht etwas ganz Analoges dann, wenn irgendwo in ihrer Masse von einem Punkte aus nach allen Seiten hin ein Druckzuwachs erfolgt. Die Theilchen, auf welche die Kräfte zunächst wirken, werden in der Richtung von Radien nach aussen gedrängt; dabei müssen sie sich aber von den ihnen zunächst gelegenen Theilchen entfernen. Alle Theilchen, welche in derselben Kugelschicht ums Centrum liegen, werden sich z. B. in tangentialer Richtung von einander entfernen müssen; es verhalten sich dann solche Schichten wie Membranen, welche der Dehnung Widerstand leisten. Die sich dehnende Schicht wird nach der Peripherie gegen die zweite geschoben; diese wird wieder gedehnt und gegen die dritte gedrängt u. s. w. Schliesslich komme Gleichgewicht auf irgend eine Weise zu Stande. Dann hält die Dehnungsspannung der innersten Schicht gleich den Wänden eines Gefässes einem Theile des nach der Peripherie gerichteten Druckes das Gleichgewicht. Nur der Rest des Druckes wirkt durch die Theilchen der ersten Schicht auf die zweite; auch diese ist gespannt und hält einer Componente des Druckes das Gleichgewicht; die auf die dritte Schicht wirkende Componente ist also wieder kleiner u. s. w. Jede innere Schicht entlastet demnach durch ihren Widerstand gegen Dehnung die nächst äussere von einem Theile des von Innen nach Aussen sich fortpflanzenden Druckes, bis dieser Ueberdruck in einer gewissen Entfernung vom Centrum = 0 ist. Man kann ein ähnliches Verhalten schematisch nachahmen, wenn man zwischen gleich und parallel aufgespannte, gleich lange und dicke Saiten in einer Linie senkrecht zu den Saiten Stücke von gut compressiblem Kautschuck einschiebt; drückt man gegen das eine Ende der Reihe, so wird die Verschiebung der nächstfolgenden Saiten zwar merkbar aber geringer sein; bei genügender Anzahl von Saiten wird die Verschiebung zuletzt = 0. Die Verschiebungsgrössen der sich entsprechenden Punkte jeder Saite bilden zusammen eine Reihe. Da nun von einer bestimmten

Digitized by Google

Stelle an die Verschiebung = 0 ist und für alle folgenden Saiten 0 bleibt, so kann diese Reihe keine arithmetische, die Differenz zweier benachbarter Elemente kann nicht überall gleich gross sein. Die Saiten können sich also nicht überall gleich stark einander nähern; vielmehr muss die Differenz zweier Glieder der Reihe abnehmen und zuletzt = 0 werden (in der Richtung, in der die Kraft wirkt). —

Ebenso verhält es sich bei dem Druck, welcher die Theilchen einer Masse von einem Punkt aus auseinander zu drängen strebt: die inneren Schichten werden sich ihren äussern Nachbarn am meisten nähern. Die Annäherung muss nach der Peripherie immer geringer werden. In den innersten Schichten ändert sich daher die Umlagerung der Theilchen am meisten, indem die einzelnen Schichten in höherem Maasse an Umfang zu, an Dicke abnehmen. (Ist die Masse unter Volumsabnahme compressibel, dann wird auch die Volumsabnahme gerade in den innersten Schichten am grössten sein.)

Ich stehe nicht an, das Gewonnene für den Knorpel zu verwerthen.

Der Knorpel ist eine elastische Substanz; es wurde auch für den embryonalen Knorpel aus vielen Erscheinungen diese Eigenschaft erkannt; ebenso sicher ist er wohl einer elastischen Annäherung der Theilchen fähig; vielleicht wird sogar dabei sein Volum geringer. Jedenfalls aber ist ausserdem unzweifelhaft, dass in dem wachsenden Knorpel eine Umlagerung der Theilchen in sehr ausgedehntem Maasse vor sich gehen muss. Ich brauche hierfür wohl keine neuen Belege zu bringen. Der elastische Widerstand der Substanz ist also kein constanter; vielmehr wird die angehäufte Spannungsarbeit schneller oder langsamer zur dauernden Umwandlung der Structur verwendet, geschehe nun dies z. B. durch mechanisches Auspressen von Flüssigkeit oder auf viel complicirterem Wege durch chemische Umgestaltungen. Die Knorpelgrundsubstanz ist also als eine unvollkommen elastische Substanz zu betrachten; die in ihr durch äussere Kräfte herbeigeführten Spannungen gleichen sich allmälig durch chemische oder mechanische Structurveränderungen aus.

Betrachten wir einen Knorpel dessen Scheidewände eine gewisse grössere Dicke erlangt haben. Hier müssen, ist obige Voraussetzung richtig, da, wo constant oder zeitweise, oder plötzlich eine Zunahme des Wanddruckes in den Alveolen stattfindet, die innersten Schichten

Digitized by Google

der Alveolenwand gepresst werden. Verschwindet die dadurch hervorgerufene elastische Spannung durch Umwandlung in chemische Spannung oder durch Austreiben von Flüssigkeit, so erfolgt bei Fortdauer des Ueberdruckes neue Dehnung, und mit der schliesslichen Verlangsamung des die Structur verändernden Processes breitet sich die Verdichtungszone gleichmässiger nach der Peripherie hin aus. Vielleicht kommt die Entspannung auch dadurch zu Stande, dass die gedehnten Schichten in Bündel, Fasern, Netze oder Blätter sich sondern, die stellenweise dem gegen die Innenwand andrängenden neuen, der Verknorpelung fähigen Substrate grössern, stellenweise geringern Widerstand leisten, so dass das junge Material stellenweise mehr, stellenweise weniger in die schon gebildete Substanz hineindrängt.

War beim Auftreten eines Druckzuwachses die innerste Schicht der Knorpelwand noch plastischer, so erfolgte vermuthlich in ihr eine um so grössere Umlagerung und dauernde Structurveränderung, und die raschere Umwandlung hielt in ihr so lange an, bis ihre Beschaffenheit derjenigen der umgebenden Schichten gleich geworden war. Hatte jene Schicht aber eine gewisse Ausdehnung, dann musste sich auch in ihr zunächst der Zelle eine gepresste, respective umgewandelte Kapsel bilden.

Bestehen aber gleichzeitig um die Zelle mehrere Schichten von ungleichem Gefüge und einer gewissen Dicke, — es braucht kein optischer Unterschied deutlich zu sein —, dann wird ein rascherer Druckzuwachs in der Alveole, der sich über die innerste Schicht auch noch auf die zweite oder dritte abgeschwächt fortpflanzt, am Innenrand jeder Schicht eine stärkere Verdichtung hervortreten lassen, auch wenn wir annehmen, dass die Schichten vorher in sich gleichartig waren. Anwendung von Reagentien, welche eine starke Vergrösserung des Alveoleninhaltes oder eine ungleiche Quellung der verschieden gepressten oder structurirten Schichten hervorrufen, müssen daher eine derartige Schichtung deutlicher machen können.

Die auseinandergesetzte Theorie erklärt, wie ich glaube, die Mehrzahl der Thatsachen, die über die Kapselbildung bekannt sind; man begreift auch, dass gebildete Kapseln sich unter Umständen von der umgebenden Knorpelsubstanz lösen können. Sie brauchen wohl auch nicht geschlossen zu bleiben, sondern können verschiedenartig zerfallen; bei gleichmässigem Wachsthum und bildsamer Knorpelgrundsubstanz werden sie weniger deutlich sein. Je stärker die Schwankungen des Alveolendruckes und je dicker die trennenden Bezirke von Grundsubstanz sind, desto schöner werden sie erkennbar sein.

Digitized by Google

Früh haben mich zum obigen Erklärungsversuch die Bilder der Riesenalveolen angeregt, welche BORN [1] in Kopfknorpeln von Pelobateslarven gefunden hat. Hier entspricht die relative Stärke der Kapseln etwa der Vergrösserung der Alveole.

Es wurde im Vorhergehenden wenigstens ein Versuch gemacht, die concentrische Schichtung gewisser Knorpel in anderer Weise als aus der Periodicität der ersten Ablagerung zu erklären. Für die andre, wesentliche Seite der REMAK-HEIDENHAIN'schen Theorie aber, für den genetischen Zusammenhang von Protoplasma und Knorpelgrundsubstanz glaube ich, durch die zuvor auseinandergesetzten entwicklungsgeschichtlichen Befunde einige neue Beweise erbracht zu haben. —

F. Knorpel- und Bindegewebe.

Aehnlichkeit der embryonalen Grundlage. Besondre Entwicklungsbedingungen. Verwandtschaft beider Gewebsformen und ihrer Differenzirungen.

Ich glaube also, das Ergebniss meiner Untersuchungen spricht entschieden dafür, dass Knorpelbildung in grossem Umfange stattfindet, nicht als Ablagerung im HEIDENHAIN'schen Sinne als Kapseln, die Anfangs mehr gesondert sind und sich etwa ähnlich den Jahrringen zusammenfügen, sondern in continuirlicher Bildung gerade so, wie viele Forscher sich die Muskelfibrillen in continuirlicher Umwandlung des Protoplasmas entstehen denken. Die Möglichkeit einer verschieden lebhaften Bildung zu verschiedenen Zeiten ist dabei nicht ausgeschlossen.

Andererseits muss ich darauf Gewicht legen, dass in den von mir untersuchten Geweben die Bildung der Knorpelgrundsubstanz nicht durch Zusammentreten geformter Fibrillen geschieht. Vielmehr bildet sie sich in denselben aus einem noch wenig geformten Protoplasma, aus einem ganz ähnlichen Materiale wie dasjenige ist, in welchem die Bindegewebsfibrillen secundär auftreten. Darf man vor der Hand die Membranen und Fibrillen des Bindegewebes als Umwandlungsproduct des peripheren Protoplasmas auffassen, so darf man das

[1] G. BORN. Ueber die Nasenhöhlen und den Thränennasengang der Amphibien. Morphol. Jahrb. II. pag. 602 u. Taf. XLI Fig. 30.

Digitized by Google

auch für die Knorpelgrundsubstanz mit demselben Rechte. Von den besonderen, gerade zur Bildung von Knorpelgrundsubstanz führenden Bedingungen lassen sich vielleicht zwei, — gewiss nur ein kleiner Theil — schärfer formuliren:

1) Die Nothwendigkeit, dass sich peripheres, älteres Protoplasma zu Alveolen schliesst.
2) Dass es in seinen einzelnen Theilen zugleich der Verdichtung in der einen, der Dehnung in den zwei andern Dimensionen ausgesetzt ist.

Diese Bedingungen müssen nun recht oft gegeben sein; es mag sich auch wirklich häufiger als man früher dachte vorübergehend Knorpelgrundsubstanz bilden. Soll aber eine beträchtliche Summirung der Umwandlung am selben Ort von derselben Zelle aus möglich sein, so sind auch noch besonders günstige Bedingungen für Ernährung, Wachsthum und Erneuerung ihres Protoplasmas nothwendig. — Es ist also noch manches Räthsel zu lösen, selbst dann, wenn weitere Untersuchungen zeigen sollten, dass jene beiden Momente wirklich von Bedeutung sind.

Das besondere Verhalten der Knorpelgrundsubstanz gegen Farbstoffe involvirt nun zwar einen recht charakteristischen Unterschied der Structur, — aber doch wohl nicht mit Nothwendigkeit eine ganz absonderliche, von derjenigen der übrigen geformten Bindegewebssubstanzen weit differente chemische Beschaffenheit. Zu den Beobachtungen, dass geformte Substanzen des Bindegewebes und die Knorpelgrundsubstanz wesentlich aus demselben Theile der embryonalen Gewebe entstehen können, gesellt sich also die Vermuthung, dass sie chemisch nicht sehr differiren. Werthvolle neuere chemische Untersuchungen bestätigen dies. Dadurch wird die Thatsache verständlicher, dass sich in dem oft scheinbar ganz homogenen Knorpel unter besonderen Umständen wieder besondere, geformte Substanzen bilden, welche mit denen anderer Bindegewebsformen identisch sind, dass also Fibrillen, Fibrillennetze und dergl. darin auftreten können, wie dies genugsam aus älteren normalen und pathologischen Geweben bekannt ist. Es besteht also, wie ich meine, einmal eine continuirliche Reihe der chemischen und der Structur-Veränderungen von der peripheren, lockeren Substanz der embryonalen Zelle zur geschlossenen Membran und von da zum jungen Knorpel, zur Knorpelkapsel und Knorpelfibrille, sodann eine directere Reihe von der lockeren Substanz des peripheren Protoplasmas zur Bindegewebsmembran und Bindegewebsfibrille.

Digitized by Google

Die schönen Untersuchungen von TILLMANNS [1]) über die fibrilläre Structur des Hyalinknorpels haben das Bestehen dieser Uebergänge noch wahrscheinlicher gemacht. Zeitlich ist das Auftreten der weiteren Differenzirungen der Knorpelgrundstanz durchaus nicht an ein höheres Alter gebunden. TILLMANNS erhielt seine Bilder durch Trypsinbehandlung neugeborner Thiere. Ich sah in den aus ganz jungem Knorpel bestehenden Verbindungen von Knorpelcentren Sonderungen der Alveolenwände eintreten; die jungen Knorpel des Radius und der Ulna zeigen bei Salamandra und Triton mitunter eine unverkennbare Streifung ihrer Alveolenwände. Bei der Entstehung von Gelenkspalten in etwas mehr erstarktem Knorpel vollziehen sich wieder Sonderungen der Grundsubstanz. Auch die Bildung der Kapsel schliesst sich jenen Umänderungen an, und ebenso zielen hieher die Fälle, wo kapselähnliche Verdichtungen sich bei genauerer Untersuchung mehr als dichtere Streifen und Züge in den Alveolenwänden darstellen.

Für alle diese Sonderungsprocesse wird, wie ich glaube, die Berücksichtigung der Wechselbeziehungen der Gewebe das Verständniss mehren.

[1]) H. TILLMANNS, Beiträge zur Histologie der Gelenke. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 10. pag. 401.

H. TILLMANNS, Ueber die fibrilläre Structur des Hyalinknorpels. Arch. f. Anat. u. Entwgesch. v. HIS und BRAUNE 1877, pag. 9.

Digitized by Google

II.

Die Entwicklung und Gliederung des Knorpelskeletes.

A. Aeussere Gestaltung.

Rusconi [1]) skizzirte richtig den Entwicklungsgang der Extremitäten bei Tritonen. Er bemerkte am fünf Tage alten Keim von Tr. crist. die ersten Spuren der vordern Extremitäten; am neunten Tage zeigten sich diese als flache Höcker, nach 13 Tagen (an 8 mm langen Thieren) als zitzenartige Auswüchse. Diese verlängern sich, theilen sich an den Enden und bekommen die Gestalt eines zweihöckrigen Zahnes; die beiden Höcker wachsen zu Zehen aus. R. bemerkt, dass es die innern Zehen sind, welche zuerst auswachsen; fügen wir hinzu, dass diese innere Seite anfänglich den nach unten, ja etwas nach aussen sehenden Rand der nach hinten und aussen vorsprossenden Extremität bildet und erst durch Ausbildung der Ellenbeuge zum vordern und innern wird. Rusconi sah nach 21 Tagen (an 14,5 mm langen Larven) eine dritte Zehe, nach 31 Tagen (an 19 mm langen Thieren) eine vierte erscheinen. Nach 46 Tagen (an 33 mm langen Thieren) hatte die vierte Zehe die Länge der ersten. R. zeichnet auch ganz richtig die langen fadenförmigen Finger dieses Triton.

Nach 31 Tagen (an ca. 19 mm langen Thieren) erschienen die ersten Spuren der hintern Extremitäten, auch hier zunächst die innern (Anfangs die untern). Nach 46 Tagen fehlte nur noch die fünfte.

Goette hat richtig auseinander gesetzt, dass die zwei am meisten radial und tibial gelegenen Zehen zuerst auswachsen und zwar ungefähr gleichzeitig, und dass die andern Zehen successive, jede ulnar und fibular von den schon gebildeten entstehen. —

---

[1]) Rusconi. Amours des Salamandres aquatiques Milan. 1821.

Digitized by Google

Ausser den wenigen vortrefflichen Abbildungen von Rusconi sind mir keine Darstellungen der Extremitäten unserer Thiere in verschiedenen Jugendformen vor Augen gekommen. Deshalb und zur Vereinfachung der folgenden Darstellung, habe ich eine Anzahl Umrisszeichnungen in Taf. XVI a und b zusammengestellt.

Die von mir gegebenen Daten über die Längen der Thiere sind Mittelwerthe aus dem Materiale, das mir zur Verfügung stand. Die mikroskopische Untersuchung ermöglichte, die Glieder der Reihen genauer zu ordnen.

B. Innerer Aufbau. Tritonen.

a. Vordere Extremität.

Tr. taen. 7,0 — Tr. alp. 7,5 — Tr. crist. 8,0.

Die Extremität ist zapfenförmig; die untere Peripherie mehr geradlinig, die obere stärker gekrümmt; die Spitze des Zapfens liegt näher dem untern Rand. In der proximalen Hälfte des Zapfens ist eine dichtere mittlere Zellmasse deutlich und in dieser eine cylindrische, aufgehellte Axe, die Anlage des Humerus. Letztere ist nur seitlich etwas deutlicher umgrenzt; ihre Zellen sind im Allgemeinen vergrössert, aufgehellt, stark in die Quere abgeplattet; zwischen so beschaffenen finden sich schöne dunkle prochondrale Elemente. Durch eine umfängliche Masse rundlicher Zellen, welche von einer Lage längsgezogener Zellen seitlich umgeben ist, wird die Humerus-Anlage von derjenigen des Schultergürtels getrennt. Distal vom Humerus ist das ganze von der Haut umspannte Gewebe nur undeutlich in Zellhaufen und Zellsäulen gesondert. Auch winden sich mehr und minder deutlich geformte Flüssigkeitsbahnen scheinbar regellos zwischen ihnen durch; diese Lücken finden sich bis in die Spitze der Extremität. Ueberall verbreitet erscheinen auch kleine Dotterplättchen, sowohl in Gewebslücken, als im Protoplasma selbst. —

Man findet nur mit Mühe in der Anordnung der Zellmassen eine Andeutung der in spätern Stadien auftretenden Gliederung [1]).

---

[1]) Eine compactere Zellsäule, durch eine geringe Abplattung der Kerne in die Quere deutlicher gemacht, verläuft in Sförmiger Krümmung, Anfangs nach oben oder radialwärts convex, vom Humerus bis zur Spitze der Extremität; aber diese Säule ist von den seitlich gelegenen Zellmassen vielerorts gar nicht zu sondern; in der proximalen Hälfte hängt sie mit einer Zellmasse zusammen.

Digitized by Google

Tr. taen. 7,5 — 8,0. — Tr. alp. 8,0 — 8,5. — Tr. crist. 9,0 — 9,5.

Das Ende der Extremität ist nach oben breiter geworden, einem stumpfen Meissel ähnlich; die Schneide ist mitten eingekerbt. Der obere Endhöcker steht meist um ein Weniges gegenüber dem unteren zurück. Der obere entspricht der früher einfachen Spitze (zweiter Finger); der untere Spross wächst etwas später und etwas schräg aus (erster Finger). Die axiale Masse gabelt sich am Ende bald deutlicher und sondert sich recht scharf von der durch Gewebslücken gelockerten Umgebung in zwei compacten Spitzen, die in die beiden Zehenhöcker hineingehen. Das Gewebe unmittelbar proximal von der Bifurcationsstelle entspricht der Gegend des Carpus; hier ist eine Sonderung in Zellsäulen kaum zu erkennen. Auch proximal vom Carpus ist jetzt noch die axiale Masse nur ganz undeutlich zunächst dem Humerus in zwei durch die Richtung der Kernreihen unterschiedene Säulen gesondert. Diese Sonderung war im vorigen Stadium undeutlicher, sie tritt in den folgenden noch mehr hervor und führt zu der Längstrennung der axialen Masse in der Vorderarmgegend. Es handelt sich also nicht um ein getrenntes Vorwachsen der axialen Anlage vom Humerus aus in zwei Säulen, welche bis in die Zehen gehen und erst secundär im Carpus seitlich verschmelzen. — Der Humerus erscheint seitlich schärfer, sogar durch etwas längsgestellte Zellen begrenzt. — Die Scapula ist deutlicher geformt, die Kernabstände in ihr sind gross; die erste Spur von Knorpel tritt auf. Die zwischen Scapula und Humerus gelegene, noch ziemlich indifferente Zellmasse ist von streifigen Zell-Lagen umspannt, welche stattliche Züge von Muskelgrundsubstanz, doch noch ohne Querstreifung (M. deltoideus), aufweisen. Der Humerus ist schon zur Zeit, wo er noch keine Verknorpelung zeigt, geweblich weiter entwickelt als diese Zwischenzone (prochondrale Centrirung).

An den 8,0 mm langen Larven von Tr. taen. fand ich im Humerus die ersten Spuren von Knorpelgrundsubstanz und zwar in der Nähe der dunkeln Elemente, z. B. als glasig röthlich schimmernde Hülle derselben, während die Zwischenzone vollkommen frei von Knorpel war; viel deutlicher war die Verknorpelung bei einem 9,5 mm langen Tr. crist.; auch hier war die Zwischenzone frei von Knorpel-

---

welche sich dadurch von der Umgebung sondert, dass ihre Kerne zu dichteren, nach unten (ulnarwärts) convexen Reihen gefügt sind. Distal verschwindet eine derartige Sonderung allmälig.

Digitized by Google

grundsubstanz. An einem 8,5 mm langen Tr. alp. war dasselbe zu beobachten. Der Humerus stellt also gegenüber der Scapula nicht nur vermöge der abweichenden Anordnung der Zellen, sondern auch mit Bezug auf die gewebliche Entwicklung (Ausbildung der primären Alveolenwände, erste Verknorpelung derselben) schon sehr früh und vor der Verknorpelung ein besonderes Centrum dar.

Tr. taen. 8,5—9,5 (Fig. 1 Taf. XVIII). — Tr. alp. 9,5—10,0. — Tr. crist. 10,5—12,0.

Wir werden im Folgenden die zuerst entstehenden beiden radialen Zehen vorläufig als erste und zweite Zehe bezeichnen; der carpale Abschnitt des axialen Gewebes ist ulnarwärts auch jetzt nicht schärfer gesondert, geht vielmehr als dichtes, indifferentes, embryonales Keimgewebe mit geringer Auflockerung bis zur Haut gerade so, wie dies an den Spitzen der auswachsenden Finger Anfangs der Fall ist. Indem in diesem Stadium rasche Zellvermehrung im ulnaren Theil des Carpus stattfindet, bildet sich ein ulnarer Randwulst aus; in der Basis seiner Zellmassen geht die Verdichtung und die Weiterentwicklung zu aufgehellten Säulen allmälig weiter; so bildet sich ein stärker verdichteter Theil der axialen Anlage nun auch an der Ulnarseite eines hier den Carpus durchsetzenden Gefässes.

Das carpale Axengewebe bildet also nun eine durchbohrte Platte oder einen Ring, von dessen distalem und ulnarem Rande die Axengewebe des ersten und zweiten Fingers als scharfe Fortsätze, diejenigen des dritten und vierten Fingers aber vereinigt als ein breiteres Segment fächerartig abstrahlen. Der Fächer umfasst ca. einen rechten Winkel.

Die beiden Gewebssäulen der Vorderarmgegend sind nun vollkommener gesondert. Anfänglich dringt die als distales, diffus abgegrenztes Ende des Humerus erscheinende Zellmasse tief zwischen beide ein. Jetzt weicht auch diese von der Mitte zurück; es entstehen auch hier grössere Gefässlücken.

Werfen wir nochmals einen Blick übers Ganze:

Der einfache basale Abschnitt des axialen Gewebes setzt sich jetzt distal in zwei durch Gefässlücken getrennte, der Vorderarm- und Unterschenkelgegend entsprechende Gewebssäulen fort, die am Ende in den Rand einer Platte eingefügt sind, welche die axiale

Digitized by Google

Anlage des Carpus darstellt. Eine deutliche Gefässlücke, dem später zwischen Intermedium und Ulnare verlaufenden Gefässe entsprechend, durchbohrt deren Mitte. Ihr ulnarer Rand lockert sich auf; durch mehrere durchbohrende Gefässe sind die Anlagen der ulnaren Zehen nur undeutlich an ihrer Basis von einander gesondert. Distal erscheint das axiale Blastem der zwei ersten radialen Zehen stärker entwickelt und bildet zwei an der Basis durch Gefässlücken begrenzte distale Fortsätze.

Der radiale Theil der durchbohrten Carpalplatte, überhaupt schon früher deutlich als der ulnare, bleibt mit seiner Entwicklung noch lange im Vorsprung. Er ist nun undeutlich in seiner Mitte in zwei Längssäulen gegliedert, in welchen beiden die Abplattungsrichtung der Kerne eine etwas verschiedene ist. Dieselben vereinigen sich zum Theile vollkommen an der Stelle, von der die Axen der beiden ersten Finger ausstrahlen und setzen sich beide in die beiden Zehenaxen fort. In der Tiefe aber scheint eine wirkliche Ueberkreuzung vorzukommen; man erkennt eine mächtigere Schichtfläche von Zwischenkernsubstanz und die Verschiedenheit in der Richtung der Kerne zu beiden Seiten derselben ist auffallend deutlich. — Proximal verhält es sich nicht etwa so, dass die ulnare der beiden Säulen ausschliesslich in die Ulna übergeht; vielmehr hängt sie auch mit dem Radius zusammen. Die Richtung der Kerne ändert sich dort, indem ulnarwärts die Breitseiten mehr der Ulna, radialwärts mehr dem Radius zugekehrt werden. Die radiale der beiden Säulen scheint wesentlich zwischen die radiale Vorderarmsäule und die gemeinschaftliche Basis der zwei ersten Fingeraxen eingeschaltet, die andre der beiden Carpalsäulen liegt zwischen jener Fingerbasis und der Antibrachial-Lücke; sie biegt allerdings zum grössern Theile gegen die Ulna ab. Auch noch eine Partie der ulnarwärts von der Carpallücke liegenden Zellen ist zwischen dem Ende der ulnaren Vorderarmsäule und der Basis der radialen Fingeraxen gleichsam eingeklemmt. Die übrige ulnare Zellmasse des Carpus ist durch die Zellvermehrung und das Vorwachsen des Randwulstes in der Richtung von dessen Rand nach den Widerstand leistenden dichtern axialen Massen der Basis des Randwulstes hin geengt und in ihren einzelnen Elementen abgeplattet, aber in relativ geringem Grade. Um die Gefässlücken lagern sich die Kerne oft deutlich, gleich Gewölbesteinen dicht zusammen. Möglich, dass auch hier ein rascheres Wachsthum statthat. Im Tarsus bieten sich in den entsprechenden Stadien ganz ähnliche Verhältnisse. Fig. 1 sowohl (Carpus), als Fig. 6 u. 7 (Tarsus)

Digitized by Google

können daher zur Illustration von zellreichen Gewölben und Zellsäulen dienen. Die gemachten Angaben gründen sich auf zahlreiche übereinstimmende Befunde bei verschiedenen Tritonen und an vielen Serien [1]. —

Die Axen der zwei ersten Finger sind in diesem Stadium deutlich von der durch Gefässlücken gelockerten Umgebung gesondert, ihre Zellen sind stark in die Quere abgeplattet, zum Theil vergrössert und aufgehellt, zum Theil verdichtet; zahlreiche dunkle Elemente finden sich zwischen ihnen. Im Carpus ist die gewebliche Entwicklung in beiden radialen Säulen am weitesten vorgeschritten, und war namentlich da, wo diese sich unter sich und mit den Axen der Finger vereinigen. Hier erscheint das Gewebe früh dichter. Jetzt, wo die Aufhellung beginnt, ist durch zahlreiche, mehr sternförmige dunkle Elemente ein Centrum undeutlich markirt; dasselbe sei im Folgenden als Basale commune bezeichnet.

Noch weiter entwickelt als diese Theile sind die Vorderarmsäulen. Hier ist die Aufhellung und Vergrösserung der Zellen und die Verdichtung der dunkeln Elemente weiter gediehen. Man kann von centrirter Anlage namentlich beim Radius sprechen, indem die aufgehellte, mit dunkeln Elementen durchsetzte Partie der radialen Vorderarmsäule durch gleichmässiger entwickelte, eigenthümlich aufgehellte Zellen vom Ende des Humerus getrennt ist; letztere bilden daher eine deutliche Zwischenzone; mehr streifige Gewebsmassen greifen vom proximalen Ende des Radius um deren seitliche Peripherie gegen die Seitentheile des Humerus oder setzen sich in Muskelanlagen des Oberarms fort. Der Radius verläuft geradliniger gegen das Humerusende und steht ungefähr senkrecht zu dessen gerundeter Endfläche; die Abplattung seiner Elemente ist in dieser selben Richtung vollzogen. Die ulnare Vorderarmsäule verläuft mehr im Bogen, legt sich an das Humerusende mehr wie eine Tangente und schiebt sich an demselben proximal. Die Abplattung ihrer Elemente ist derart, dass die ulnaren Zellenden etwas proximal verschoben scheinen; die gewebliche Entwicklung steht hinter derjenigen der radialen Säule zurück, doch beginnt auch hier eine prochondrale Centrirung gegenüber dem Humerus deutlich zu werden. Auch das proximale Ende der Ulna steht mit streifigem peri-

1) Man vergleiche Taf. XVIII Fig. 1 Carpus Triton; Taf. XIX Fig. 5 Carp. Sal. mac. — Taf. XIX Fig. 6 Tars Trit., ferner Taf. XVII Fig. 2.

Digitized by Google

chondralem Gewebe des Humerus, namentlich mit Muskelanlagen des Oberarms in Verbindung[1]).

Das in Rede stehende Stadium zeigt also, von dem Verhalten der Knorpelgrundsubstanz einmal abgesehen, eine continuirliche axiale Anlage, an der seit v. Baer kaum Jemand gezweifelt hat. Aber diese axiale Anlage ist nicht gleichmässig geweblich entwickelt, sondern zeigt schon eine gröbere Differenzirung. Der Humerus ist am weitesten entwickelt. Dann stellen Radius und Ulna gegenüber dem Humerus zwei besondere Centren dar. Distal gehen sie allmälig in die zwei radialen Carpalsäulen über, welche mit den beiden Zehen eine Art χ darstellen. In den zwei Endschenkeln und dem Kreuzungspunkte des χ ist das Gewebe wieder ungefähr so weit entwickelt, als in den Vorderarmsäulen, so dass distal, getrennt von letzteren drei fernere undeutliche Centren vorhanden sind.

Diese Centren zeichnen sich vor der Umgebung aus durch einen höhern Grad von Vergrösserung einzelner oder aller Alveolen und durch die damit verbundene Bildung dunkler Elemente. Mit diesen histologischen Charakteren hält nun, wie es scheint, die Homogenese in der Substanz der primären Alveolenwände gleichen Schritt. Die Befunde sind folgende:

1. Triton alpestris.

a) Larven von 9,5 mm Länge. In dem prochondralen Centrum des Radius sind die ersten Spuren der Verknorpelung in vereinzelten

---

[1]) Die Basen der Centren des Vorderarms und die damit zusammenhängenden streifigen Lagen des Oberarms bilden zusammen eine das Ende des Humerus und die Zwischenzone umgreifende Kappe. Es ist zu constatiren, dass mit dem Deutlicherwerden dieser Kappe ein starkes Längenwachsthum des Humerus vermöge der Vergrösserung seiner Alveolen gleichzeitig vor sich geht. Vermag das periphere Gewebe des Oberarms mit dieser Längenausdehnung an sich gleichen Schritt zu halten? Ist vollkommenes Gleichgewicht vorhanden? Oder überwiegt das active Längenwachsthum des jungen Knorpels, so dass die umhüllende Gewebslage mit vorgeschoben und gedehnt wird, während zugleich die Maschen sich seitlich enger zusammenschliessen? Sind hier nicht Momente gegeben, welche die so früh auftretende Convexität des Humerusendes bedingen?

Es genüge den Gedanken ausgesprochen zu haben, dass auch die früheste Ausprägung von gerundeten Endflächen möglicherweise als secundäre Correlationserscheinungen zu nahe liegenden, zum Theil rein mechanischen Gewebsverhältnissen erkannt werden wird. Mechanische Wechselbeziehungen liegen nicht nur vor, wo es sich um plötzliche Verschiebungen, Muskelzug u. dergl. handelt.

Digitized by Google

Alveolenwänden, namentlich in der Nähe dunkler Elemente, zu erkennen. Die Zwischenzone zwischen diesem Centrum und dem Humerus ist davon vollkommen frei.

b) Larven von 10,0 mm. Die Verknorpelung im Radius ist deutlicher. Die Ulna zeigt die ersten homogenen Scheidewände. Die Zwischenzone zwischen diesen beiden Centren und dem Humerus erscheint noch immer frei von Knorpelgrundsubstanz. Fast so deutlich wie im Radius ist der Knorpel im proximalen Theile der Axe des zweiten und ersten Fingers. Die Knorpelgrundsubstanz verschwindet hier distalwärts ganz allmälig, plötzlicher nach der proximalen Seite; zuletzt ist nur noch ein opalescirender Schimmer zu entdecken. Distal schwindet auch dieser Schimmer, proximal leitet er über zu erkennbaren Spuren von Knorpel in dem an der Basis beider Fingeraxen gelegenen Centrum. In den beiden Carpalsäulen ist ebenfalls noch eine Spur dieses opalescirenden Schimmers zu beobachten; dunkle Elemente treten in ihnen auf. In der Verbindung des basalen Centrums mit den Fingerknorpeln entdeckt man bei genauer Untersuchung noch überall, in den Carpalsäulen nur an vereinzelten Stellen röthliche homogene Membranen. Ein Theil des opalescirenden Schimmers kommt auf Rechnung der Aufhellung und Vergrösserung der Zellenleiber [1]).

2. Triton taeniatus.

a) Stadium von 9,0 mm (wenig jünger als das letztbetrachtete von Tr. alp.) Der Radius ist ein deutlich knorpliges Centrum. Die Ulna zeigt einzelne röthlich glänzende Spuren von Knorpelgrundsubstanz, namentlich an den dunkeln Elementen. Die Zwischenzone zwischen beiden Centren und dem Humerus ist frei von Knorpelgrundsubstanz. Erste Spuren von Knorpel finden sich, etwa wie in der Ulna, an den dunkeln Elementen der basalen Hälften der Fingeraxen; es ist fraglich, ob sie im basalen Centrum schon vorhanden sind.

b) Stadium von 9,5 mm. In diesem zeigen sich auch schon

---

[1]) Es sei hier vor einer Täuschung gewarnt, die bei gewissen Haematoxylinfärbungen dadurch zu Stande kommt, dass alle peripheren Theile der Extremität sich mehr indigblau färben, während die axialen Gewebe röthlich und weniger discret gefärbt erscheinen. Untersuchung mit starken Vergrösserungen zeigt, dass trotzdem die Alveolenwände noch nicht homogenisirt zu sein brauchen. An günstigen Färbungen desselben Stadiums besteht ein solcher Gegensatz nicht, der wesentlich auf den Kernen beruht.

Digitized by Google

in den carpalen Säulen vereinzelte Spuren homogener Membranen. Dieses Stadium ist in Fig. 1 Taf. XVIII abgebildet.

Die Reihenfolge der Verknorpelung scheint also bei beiden Tritonarten folgende zu sein:

1) Humerus.
2) Radius.
3) Fingeraxen (prox. Theil).
4) und 5) Basale comm. und Ulna.
6) Die beiden radialen Carpalsäulen.

3) Triton cristatus.

Die Präparate dieser Art sind nicht so beweisend. Doch scheinen die Fingeraxen gerade bei dieser Art noch etwas mehr in der Verknorpelung dem proximalen Theile des Carpus und den Vorderarmknorpeln voranzugehen.

Ich glaube vermöge der angegebenen Behandlungsmethode im Stande zu sein, den Knorpel auf früherer Stufe der Entwickelung mit Sicherheit zu erkennen, als es bis jetzt von anderer Seite geschehen ist. Trotzdem sah ich die allerersten Spuren von Knorpel in Radius und Ulna ohne Zusammenhang mit demjenigen des Humerus und in dem distalen Theile des Carpus früher als im proximalen auftreten. So früh also auch der histogenetische Process beobachtet wurde, er zeigte sich in Radius und Ulna weiter vorgeschritten, als in der Verbindungszone zwischen ihnen und dem Humerus, und im distalen Theile des Carpus weiter als im proximalen. Dieser Process steht also zu der oben charakterisirten geweblichen Differenzirung des axialen Gewebes in engem Connexe.

A. Goette hat auf der Münchener Naturforscherversammlung (Sept. 1877) die Entwicklung des Extremitäten-Knorpelskeletes von Tritonen wesentlich anders dargestellt.

Im amtlichen Bericht pag. 172 referirt er folgendermassen: »In der vorderen Extremität erscheint zuerst ein Knorpelstab (Humerus), welcher sich in zwei dünnere Aeste gabelt. Der radiale Ast bleibt unverzweigt und gliedert sich in Radius, drei Carpalia, ersten Finger; der ulnare Ast zerfällt in Ulna, drei Carpalia, worunter Intermedium und Centrale, zweiter Finger, schickt aber noch einen Strahl aus,

Digitized by Google

welcher ebenfalls drei Carpalia und den dritten Finger bildet. Das mittlere dieser letzteren Handwurzelstücke entsendet den vierten Finger. Die vordersten Carpalia der zwei ersten Finger verschmelzen regelmässig, ebenso das Intermedium und Ulnare; das Centrale entsteht und bleibt einfach. Die hintere Extremität« u. s. w. . . . . .

Dieses Verhalten wurde durch Zeichnungen erläutert. Man sah aus dem einfachen Stab am Ende eine Gabel entstehen, die Schenkel schlossen sich leyerförmig zusammen, der ulnare erhielt einen Zweig, u. s. w. Früher oder später bekamen die Schenkel Einkerbungen, die zu der vollkommenen Gliederung in einzelne Stücke führten.

Meine Untersuchung hat ein derartiges Auswachsen eines Knorpelstabes zu einem Knorpelbaum, der erst secundär in Längsabschnitte sich gliedert, nicht bestätigen können. Hat etwa GOETTE den Begriff Knorpel anders gefasst als ich? Hat er kein Reagens angewendet und deshalb noch nicht verknorpeltes axiales Gewebe, z. B. die Zwischenzonen zwischen dem Humerus und den knorpelhaltenden Centren des Vorderarms als Knorpel aufgefasst? Auch dann erscheint mir seine Darstellung nicht zutreffend; denn in der Gegend des Carpus, speciell an der Basis der beiden ersten Finger ist zur Zeit, wo in den Fingern selbst und in der Vorderarmgegend die erste Zweitheilung erkennbar ist, die axiale Masse noch einheitlich und continuirlich. Beide Finger entspringen also von Anfang an aus einer gemeinsamen Basis. Auch das gemeinschaftliche prochondrale Centrum an der Basis der beiden Finger ist von Anfang an einfach, das knorpelige ist es ebenfalls. Auch ist der von Anfang an vorhandene Zusammenhang der axialen Anlage viel ausgedehnter, als GOETTE ihn für eine spätere Zeit annimmt; er hat nicht nur an der Stelle statt, welche dem späteren gemeinschaftlichen Basalknorpel der beiden ersten Finger entspricht, sondern in der ganzen dem Carpus entsprechenden Anlage. Die Sonderung ihres radialen Abschnittes in zwei Längssäulen ist etwas Secundäres; sie ist in den letzten von uns betrachteten Stadien (Taf. XVIII Fig. 1) eine noch unvollkommene.

Auch für die axiale Anlage des ulnaren Theiles des Carpus und die ulnaren Zehen ist die GOETTE'sche Darstellung nicht zutreffend. Wir sahen vielmehr die beiden ulnaren Zehen und die erste ulnar von der Gefässlücke auftretende Gewebs-Säule ganz allmälig aus dem Blastem eines Randwulstes sich differenziren; sodann bleibt sie noch lange nur undeutlich vom übrigen Theile des

Digitized by Google

Carpus gesondert; sie verläuft nicht isolirt von der Ulna aus in den dritten Finger hinein, sondern geht Anfangs von ihr zur Basis des zweiten. Die Axe des dritten Fingers ist schon gefestigt, wie spätere Stadien zeigen, während das Gewebe proximal von seiner Basis noch wenig gesondert ist, und wenn sich dasselbe zu einer festeren Masse verdichtet, so schliesst sich diese nicht nur proximalwärts gegen die Ulna, sondern auch seitlich innig an die schon früher gefestigten Theile der Carpalanlage an, namentlich gegen das Basale der beiden ersten Finger hin.

Tr. taen. 9,5—10,0. — Tr. alp. 10,0—10,5. — Tr. crist. 12,0—13,0 (Fig. 2 Taf. XVIII). Tr. taen. 10,5. — Tr. alp. 11,0 (Fig. 3 Taf. XVIII).

Die äussere Gestalt der Extremität zeigt bei den verschiedenen Tritonarten Unterschiede, welche aus Taf. XVI erkannt werden können. Dem entsprechend ist auch der innere Bau verschieden gracil. Bei Trit. crist. entwickelt sich der radiale Theil des Carpus mit den radialen Zehen zu ganz auffallender Länge, während der ulnare Theil nur langsam sich ausbildet. Sowohl 13 als 12 mm lange Larven von Trit. crist. entsprechen daher bezüglich des Randwulstes den 10,0 mm langen Larven von Trit. taen., während die radialen Zehen und Stützsäulen weiter entwickelt sind. Bei Trit. taen. und alp. wächst die dritte Zehe äusserlich relativ rasch vor, bildet mit der zweiten einen spitzen Winkel, ja erreicht bei 11,0 mm Gesammtlänge fast deren halbe Länge; in ihrem Innern entwickelt sich eine deutliche Axe, welche allmälig verknorpelt; auch hier zeigt sich proximal von der Mitte das Maximum der geweblichen Entwicklung, proximal und distal allmälige Abnahme derselben.

Um die basalen Theile der beiden radialen Fingeraxen wird, wie dies überhaupt an den säulenförmigen Axen geschieht, eine perichondrale Zone mit längsgestellten Kernen und Maschen von Grundsubstanz deutlich, namentlich mit der Zeit, wo die Alveolen der Säule sich stärker zu vergrössern beginnen. Ebenso tritt an den Rändern und Flächen des Carpus, zunächst am radialen Abschnitte, allmälig streifiges Gewebe auf; ein grösserer Theil davon entwickelt sich zu Muskelanlagen. Auch neben den Fingerbasen finden sich schon im jüngern der beiden betrachteten Stadien Muskelstreifen, die bei dem älteren Stadium sehr deutlich sind. Die Gefässe verlaufen als deutliche offene Röhren, zum Theil in Furchen der Oberfläche der Carpalanlage eingebettet.

Digitized by Google

Die Axen der beiden radialen Finger sind continuirlich bis nahe zur Spitze knorpelig, und zwar nimmt von der Mitte an gegen die Spitze die Intensität der Verknorpelung allmälig und continuirlich ab; an der Spitze bleibt zuletzt nur ein ganz kurzes Stück knorpelfrei. Die Spitze ist namentlich am zweiten Finger und bei Tr. taen., noch mehr bei Tr. crist. schmal ausgezogen und zuletzt nur 1—2 Zellen breit; trotzdem kann sie noch ein Stück weit knorpelig sein. In etwas spätern Stadien erst, namentlich bei Tr. crist., beginnt die Gliederung in Metacarpen und Phalangen dadurch, dass das Wachsthum der Knorpelgrundsubstanz und die Vergrösserung der Alveolen an einzelnen bestimmten Stellen weniger rasch vorschreitet. Zuerst wird so eine einzige Gliederungsstelle deutlich, welche dem Metacarpeophalangeal-Gelenk entspricht, darauf entsteht das erste Interphalangeal-Gelenk und zwar am zweiten Finger fast gleichzeitig mit der ersten Gliederungsstelle u. s. w. Das Gewebe der Verbindungsstellen unterscheidet sich aber zunächst in keinem wesentlichen Punkte von echtem Korpelgewebe.

Doch kehren wir zu unserm Stadium zurück. Der Knorpel der beiden radialen Zehenaxen wird auch am proximalen Ende, aber ziemlich plötzlich schwächer und geht hier ganz deutlich und continuirlich in das Alveolenwerk des gemeinschaftlichen basalen Trägers, das wir Basale commune nennen, über. In dem Knorpel dieses Centrums entwickeln sich die peripheren Alveolenwände besser zu continuirlichen concentrischen Bogenlinien, als die mittleren. So entsteht ein kugliges, hauptsächlich an der Basis der zweiten Zehe gelegenes Knorpelcentrum, das sich radialwärts gegen die Basis des ersten Fingers durch schwächere, weniger zum Mittelpunkt des übrigen Theiles concentrische Alveolen verbreitert; ich erinnere dabei daran, dass die zweite Zehe bedeutend stärker ist, als die erste. — In den zwei radialen Säulen des Carpus ist die Aufhellung weiter vorgeschritten als früher; bei Tr. alp. und taen. finden sich zwischen den grösseren Alveolen deutliche dunkle Elemente.

Ulnar von der Gefässlücke entwickelt sich das Gewebe in der schon angedeuteten Weise. Anfangs erscheint also zunächst der Gefässlücke eine Säule mit proximo-distalwärts abgeplatteten Elementen, welche sich distalwärts an die ulnare der beiden radialen Säulen anschliesst und demnach zwischen Ulna und Basale comm. liegt; doch geht sie dabei nach der ulnaren Seite hin allmälig in

Digitized by Google

die dichteren Gewebsmassen über, welche basal zu dem auswachsenden dritten und vierten Finger liegen.

Die Masse des Randwulstes ist in eine gut geformte Säule, die Axe der dritten Zehe, und in einen mehr diffus umgrenzten Haufen, die Anlage der vierten Zehe auseinandergewichen. Letztere wächst in einer Richtung aus, welche fast senkrecht zur Richtung der radialen Säulen steht; doch bildet sich noch keine eigentliche Zellsäule von der axialen Masse des dritten Fingers aus gegen die Ulna hin; vielmehr sind solche Beziehungen nur undeutlich und zu allen der Basis anliegenden Theilen des Carpus vorhanden. Auch wenn eine erste prochondrale Centrirung an der Basis des dritten Fingers auftritt, besteht eine solche Säule noch nicht (Stadium von 11,0 mm).

Was nun die Verknorpelung im Carpus anlangt, so hat sich wie mit einem Schlage die homogene Beschaffenheit des zelltrennenden Alveolenwerkes und seine besondere Färbung in Haematoxylin vom Basale aus durch die radialen Säulen bis zu Radius und Ulna ausgebreitet. Die Gewebsmasse unmittelbar radial von der Carpallücke, auch einzelne Stellen der radialen Säule, scheinen nur wenig bei diesem Processe voranzugehen (Trit. taen. 10,0 — Trit. alp. 10,5 — Trit. crist. 11,0). An den spätern der in diesem Abschnitte zu behandelnden Stadien ist die Continuität des Knorpelnetzes von Radius und Ulna aus durch den radialen Theil des Carpus, von einer Säule desselben zur andern, von ihnen ins Basale, von diesem in die zwei radialen Finger bis nahe zur Spitze auffallend deutlich; noch mehr: es umgreift ein zartes Knorpelnetz auch die ulnare Seite der Gefässlücke (Trit. taen. 10,0 — Trit. crist. 13,0). Später breitet sich auch distal davon ein zartes Knorpelnetz ulnarwärts, gegen die Basen des dritten und vierten Fingers aus. Das an der Basis des dritten Fingers schon prochondral entstandene Centrum schreitet nun auch in dem Verknorpelungsprocess der nächsten Umgebung voran, setzt sich aber sehr bald durch zartere Knorpellamellen mit dem Alveolenwerk des Basale comm. u. s. w. in Verbindung. Man findet dann auch in der Axe des dritten Fingers eine Spur von Knorpel (Trit. alp. 11,0, Fig. 2 Taf. XVIII). Wie an den Fingeraxen so entstehen im Carpus dadurch, dass die Vergrösserung der Alveolen und die Verdickung ihrer knorpligen Wände an einzelnen Stellen rascher fortschreitet, besondere Centren; in Fig. 2 Taf. XVIII sieht man einzelne schon angedeutet. Es ist namentlich der proximale Abschnitt der mittleren Säule weiter entwickelt; in der radialen Säule finden sich zwischen Radius und Ulna zwei weniger deutliche Knorpelcentren, von

Digitized by Google

denen wir das proximale mit *R*, das distale mit *r* bezeichnen wollen.

In diesem Stadium zeigt sich am Ellbogen die Verknorpelung sowohl vom Humerus aus als von Radius und Ulna gegen die Verbindungsgegend vorgeschritten; ja es kann schliesslich stellenweise, namentlich in den Randzonen, eine zarte knorplige Verbindung zu Stande kommen. Nie aber zeigte eine Ellbogenverbindung eine derartige Continuität des Knorpelnetzes, ohne dass zugleich daneben deutliche Zeichen der beginnenden Gelenkbildung vorhanden waren.

Bei 10,0 und 10,5 mm langen Larven von Tr. alp. und taen. schien mitunter ein zarter peripherer Zusammenhang der Knorpel an wenigen Stellen zu bestehen; die Hauptmasse der Verbindungszone aber bildete eine stark aufgehellte, in Haematoxylin nicht gefärbte Trennungszone.

Bei wenig ältern Thieren kann die Knorpelverbindung noch besser deutlich sein, zugleich aber erkennt man nun sicherer daneben in dem knorpligen und nicht knorpligen Theile der Verbindung feine oder grössere Spalten, welche bald zur vollkommenen Trennung führen. Bedenkt man freilich, dass selbst vollständig getrennte Knorpelflächen sich so vollständig dicht aneinanderlegen können, dass genaue mikroskopische Untersuchung a priori kaum zum Entscheid über die Art des Zusammenhanges verhilft, so begreift man, dass Beobachter, die mit gröbern Methoden arbeiten, hier leicht der Täuschung verfallen können.

Wir stehen nun vor der auffallenden Thatsache, dass GOETTE in frühern oder in diesen Stadien die Knorpel des Radius und der Ulna mit demjenigen des Humerus in Zusammenhang gesehen hat, während er andererseits den continuirlichen Zusammenhang der beiden radialen Säulen proximal von dem gemeinschaftlichen Basale, sei es im prochondralen Stadium, sei es in den zuletzt betrachteten, vollständig übersehen hat. Auch die knorplige Verbindung zwischen dem Bas. comm. und dem Basale des dritten Fingers wurde von jenem Autor nicht beachtet. Je mehr aber GOETTE unter »Knorpel« die ganze axiale Anlage ohne Rücksicht auf die Natur der Zwischensubstanz gemeint haben will, desto mehr erscheint räthselhaft, dass er einen queren Zusammenhang der drei nach ihm den Carpus bildenden Knorpelzweige nur am Bas. comm. und — in spätern Stadien erst — an der Gefässlücke (Intermed. und Ulnare) auffand.

Ich kann eine Erklärung nur darin finden, dass die Präparationsmethode, deren sich GOETTE bedient hat, weniger geeignet ist

Digitized by Google

als die von mir geübte. Betrachtung macerirter Extremitäten mit der Loupe, oder dickerer Schnitte einzelner Radien mit dem Mikroskope, könnten wohl zu einer solchen Täuschung führen. Ja ich glaube, dass ohne eine reactorische Färbung der Knorpelgrundsubstanz und Anfertigung sehr feiner Schnitte in vollkommenen Serien über das Vorhandensein oder Fehlen von Knorpelgrundsubstanz in Spuren kein sicheres Urtheil gefällt werden kann.

Ebensowenig konnte ich bezüglich des Tarsus, wie das Folgende zeigen wird, die Angaben GOETTE's bestätigen, ob ich nun annahm, dass dieser Autor den Begriff Knorpel, gleich wie ich, oder weiter, oder enger gefasst hat. Da aber die Täuschung vermuthlich durch die Ungunst der Methode verschuldet ist, so will ich den steten Hinweis auf die Angaben GOETTE's in der folgenden Darstellung unterlassen.

Ueber die Entwicklung der Ellbogenverbindung konnte ich Folgendes ermitteln:

Schon bei 10,0 mm langen Larven von Trit. taen. und alp. erkennt man 1) eine eigenthümliche Aufhellung der Zwischenzone, welche noch vollständig frei von Knorpelgrundsubstanz ist. Kern und Protoplasma erscheinen undeutlich, gesondert, aufgehellt.

2) Die Alveolenwände sind sehr dünn und stellenweise nur in einzelnen Streifen deutlich; hier und dort besteht eine vollkommene Dehiscenz derselben. Einzelne Kerne mit ihrem Protoplasma scheinen die Alveolen nicht mehr ganz auszufüllen; man sieht mit Flüssigkeit erfüllte Räume neben ihnen, welche an Balken von Grundsubstanz vorbei miteinander communiciren. Einzelne Kerne liegen an der Wand solcher Höhlen frei und sind dann oft klein und stark lichtbrechend (degenerirt); andere scheinen enger in streifige Grundsubstanz gefasst zu sein.

3) Peripher, am Radius wesentlich an der radialen, an der Ulna an der ulnaren Seite, sind die Spalträume früh schon mehr continuirlich. Sie bilden sich namentlich parallel zur gerundeten Endfläche des Humerusknorpels in der streifigen Zone aus, welche von den Basen des Radius und der Ulna zur perichondralen Lage des Humerus hinzieht; auch in der Mitte der Verbindung wird die Spaltung allmälig continuirlicher. Einzelne Brücken und Membranen bleiben noch längere Zeit bestehen.

4) Wo in der Zwischenzone die Alveolenwände verknorpelt sind, finden wesentlich dieselben Vorgänge statt; die Alveolen erscheinen abgeplattet, ihre Wände dehiscent, das Alveolenwerk zeigt beginnende

Digitized by Google

Umwandlung zu einem Balkenwerk. Die Spaltung scheint auch von spitzen Winkeln der Alveolen aus in der Fläche von Alveolenwänden vor sich gehen zu können. Die Einleitung zur Dehiscenz bildet ein Stadium, bei dem die Wände sehr blass gefärbt und etwas streifig sind.

A priori ist nicht von der Hand zu weisen, dass mehr plötzliche mechanische Einflüsse, Druckschwankungen in der Zwischenzone, sowie plötzliche Dehnungen und Verschiebungen in Folge von Muskelcontractionen bei der Umwandlung des Alveolenwerkes betheiligt sein können. Die Muskelanlagen des Biceps und Triceps zeigen sehr schöne, lange Muskelfasern, in denen ich allerdings noch keine Querstreifung entdecken konnte. — Die in der angegebenen Weise veränderte knorpelfreie oder knorpelhaltende Zwischenschicht ist mitunter, so namentlich bei Trit. alp. nur eine Zelle dick. Die einzelnen Triton-Arten verhalten sich also etwas verschieden; auch kommen individuelle Schwankungen vor.

An der Schulter entwickelt sich das Gelenk in ähnlicher Weise gerade zu einer Zeit, wo in der Verbindungszone das Knorpelalveolenwerk nahe am Confluiren ist, vielleicht stellenweise sogar schon zusammenhängt. Doch habe ich mich vom letzteren weniger sicher überzeugen können, als am Ellbogen.

12,0 mm lange Larven von Tr. alp. und Tr. taen.

An 12,0 mm langen Larven von Trit. taen. und alp. sind schon sämmtliche Knorpelcentren des Carpus angedeutet (für Trit. crist. fehlt mir das entsprechende Stadium). Im Folgenden sei die Entwicklung derselben kurz skizzirt.

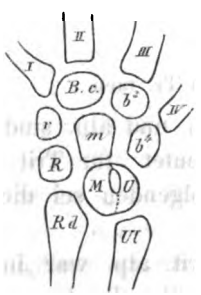
Schon an 11,0 mm langen Larven von Trit. alp. war im Verlaufe der ganzen radialen Säulen der Knorpel überall etwas deutlicher entwickelt, als in ihrer Verbindungszone. In der ulnaren der beiden Säulen, die wir wegen ihrer Lage mitten im Carpus die mittlere nennen können, tritt nun früh der proximale, neben der Gefässlücke liegende Theil deutlicher vor, doch auch der übrige Theil der medialen Säule bis nahe ans Basale entwickelt sich stark, so dass nur unmittelbar proximal vom Basale eine schwächer entwickelte Gliederungsstelle sich ausbildet. In der Säule des Radialrandes sondern sich früh zwischen Radius und Basale comm. zwei isolirte Centren, von denen das proximale früher deutlich wird als das distale. Wir bezeichnen das erstere (Radiale aut.) mit *R*, das letztere mit *r*. Ausser-

Digitized by Google

dem hat sich im ulnaren Theile des Carpus an der Basis des dritten Fingers ein eigenes Centrum gebildet. In offenbarem Zusammenhang damit, dass sich der dritte Finger mit seinem Basale weiter entwickelt, wird auch das distale Ende des vom Basale comm. abgegliederten Theiles der medialen Knorpelsäule stärker entwickelt; es verbreitert sich ulnarwärts und erscheint als besonderes Centrum, das von dem schon früh stärker entwickelten Theile neben der Carpallücke durch eine schmälere und schwächere Stelle gesondert ist (Tr. alp. 12,0). So weist nun die mittlere Region des Carpus zwischen Ulna und Basale comm. auch zwei besondere Centren auf; wir bezeichnen das proximale mit *M* (Intermedium aut.), das distale mit *m* (Centrale aut.); das gemeinschaftliche Basale sei mit *Bc* bezeichnet.

An 12,0 mm langen Larven von Trit. alp. fängt auch die Axe des vierten Fingers an sich zu consolidiren. Der Rest des die Carpallücke umgebenden Knorpelnetzes wird nun ebenfalls stärker und bildet mit *M* einen deutlichen, die Carpallücke umgreifenden Knorpelring. der sowohl gegenüber der Ulna, als gegenüber *m* abgegliedert erscheint; zwischen seinem distalen Theile und dem basalen Centrum des dritten Fingers entwickelt sich bald, indem sich neben dem dritten auch der vierte Finger weiter ausbildet und verknorpelt, ein basales Knorpelcentrum, dasjenige für den vierten Finger, welches mit dem Basale des dritten gleichsam das Gewölbe zwischen *Bc* und jenem Ring schliesst. An dieser Stelle hat sich das Knorpelnetz zu allerletzt im Carpus entwickelt, auch ist dieses das letzte der entstehenden Centren (Trit. alp. und taen. 13,0). Wir können die ulnare Hälfte des Ringes, der das Carpalgefäss umschliesst, mit *U* bezeichnen (Ulnare aut.), die Basalia des dritten und vierten Fingers mit b^3 und b^4 [1]).

Fig. 1.



[1]) In der Deutung der Elemente des Carpus und Tarsus, speciell bei Tritonen, herrscht noch keine erfreuliche Uebereinstimmung unter den vergleichenden Anatomen. Gründliche vergleichende entwicklungsgeschichtliche Studien werden zwar eine übereinstimmende Auffassung der Formveränderungen und Formverschiedenheiten der Sache nach zweifelsohne herbeiführen; ob man dabei aber nicht gerade den Begriff starrer Homologie fallen lässt, ist eine andere Frage. Ich wähle daher eine Bezeichnungsweise, welche einzig und allein für die Verhältnisse der kleinen Gruppe der untersuchten Thiere passen und hier die Uebersicht erleichtern soll.

Digitized by Google

Von den Knorpelstücken des Carpus entspricht *R* dem Radiale der Autoren, *M* dem Intermedium, *U* dem Ulnare. Letztere beiden verschmelzen also zu einem Ring, der ein Gefäss umgibt. Weiter proximal entspricht *m* dem Centrale. Die übrigen vier Stücke werden allgemein als Basalia aufgefasst und, je nach dem der radialste oder der ulnarste Finger der am meisten tibial- oder fibularwärts gelegenen Zehe verglichen wird, als Carpale 1, 2+3, 4, 5 (GOETTE) oder als Carpale 2, 3, 4, 5 (GEGENBAUR) aufgefasst. Während wir nun *B*, $b^3 + b^4$ in innigem Zusammenhang mit dem Auftreten der Finger entstehen sahen, hat *r* damit nicht so viel zu thun; erst spät gelangt es an der Palmarseite von *B* mit dem *Mc* I in Berührung. Es ist offenbar *B* das gemeinschaftliche und lange auch das einzige Basale für die zwei radialen Zehen. (Vgl. die schematische Fig. 1.)

Spätere Stadien.

Schon bei Trit. alp. 14,0 und bei Trit. taen. 14,0 (Taf. XVIII Fig. 4) zeigt sich das Aussehen der Schnitte sehr verändert. Die Centren im Carpus sind zu deutlich umgrenzten, gerundeten Knorpelstücken mit grossen Alveolen geworden; die Knorpelscheidewände erscheinen noch deutlicher nach dem geschilderten Typus concentrisch orientirt als früher. Auch die ulnaren Finger beginnen sich zu gliedern. Bei genauer Untersuchung erkennt man sowohl an den Gliederungsstellen der Finger, als auch zwischen Vorderarm- und Carpalknorpeln noch zarte verbindende Knorpelnetze; doch sind die Alveolenwände äusserst dünn, ja sie finden sich stellenweise auch vollständig erblasst und mehr Bindegewebsmembranen ähnlich. So scheinen nun die Elemente des Carpus vielerorts weniger dicht gegen einander zu drängen als früher: nur an einzelnen Stellen, namentlich innerhalb der Längssäulen, stossen die Knorpelstücke breiter gegen einander: an andern Verbindungsstellen beginnt die Entwicklung fibröser Massen. Fig. 4 Taf. XVIII erläutert diese Beziehungen besser, als eine lange Auseinandersetzung. Die Facettirung der Centren nimmt in der weitern Entwicklung noch zu, indem das Wachsthum der Elemente nicht mehr blos wesentlich durch Vergrösserung der Alveolen und Zellen, wie dies eine Zeit lang der Fall zu sein scheint, sondern durch eine lebhafte Zellvermehrung im ganzen Stücke stetig fortschreitet. Die Knorpelzellen selbst sind dabei wesentlich betheiligt. — Bei Tr. alpestris sind die Zwischenzonen von Anfang an verhältnissmässig schmäler, die Facettirung der Knorpelstücke tritt früher auf.

Digitized by Google

Schon bei 14,0 mm langen Larven beginnt zwischen Radius und Ulna einerseits, dem vereinigten *M* und *U* andererseits die Ausbildung von Spalten in einem knorpeligen, abgeplatteten Alveolenwerk; dorsal sind die Spalten mehr und früher continuirlich als palmar. Es handelt sich auch hier um eine Umwandlung und Dehiscenz der Alveolenwände, um Communication von Alveolenräumen, um Degeneration einzelner Zellen und Umbildung des Protoplasmas anderer; schliesslich reissen auch wohl einzelne übrig gebliebene Balken plötzlich in die Quere. Zwischen *m* und *M* ist dieser Process bei 14,0 mm langer Larve kaum im ersten Beginn; er ist schon weiter vorgeschritten zwischen dem Basale comm. und dem zweiten Finger.

An den Gliederungsstellen der Finger geht der Process hier früher, dort später, aber im Wesentlichen ebenso wie im Carpus vor sich. Doch sind die Alveolen hier meist weniger abgeplattet, ausserdem zeigen sich schon in einiger Entfernung von der Stelle, wo frühere Alveolen deutlich communiciren, eigenthümliche Veränderungen des Alveoleninhaltes, indem Kern und Protoplasma napfartig einseitig an der Alveolenwand liegen, während der übrige Theil der Alveole von Flüssigkeit ausgefüllt scheint; oder eine solche Flüssigkeitsansammlung findet sich an zwei oder mehr Stellen, so dass der frühere Alveoleninhalt eine Art Scheidewand bildet. Dieses Vorkommen nimmt gegen die Gegend der spätern Gelenkspalte an Häufigkeit zu. Ich vermag nicht anzugeben, ob nicht doch vielleicht feine Communicationen der Alveolen so weit hinein noch bestehen; vermuthe aber bei der typischen Uebereinstimmung aller Präparate, dass es sich nicht um Trugbilder, durch die Behandlungsmethode veranlasst, sondern um einen Process handelt, der zur Gelenkbildung oder ihren Ursachen in naher Beziehung steht. Weitere Untersuchungen sind erwünscht.

Im Ellbogen- und Schultergelenk ist die Gelenkspalte continuirlich und scharf; der Knorpel der Gelenkenden stösst nackt, anfangs noch in etwas höckriger oder areolirter Fläche an das Lumen. Auf die Modificationen der oberflächlichsten Maschen und ihrer Grundsubstanz will ich nicht näher eingehen.

Schon bei 14,0 mm langen Larven der beiden kleinen Tritonen ist die Knorpelgrundsubstanz an einzelnen Stellen des Carpus so gut wie geschwunden. Zum Theil macht schon die Vergrösserung der Alveolen an sich, bei fehlender Neubildung von Knorpelgrundsubstanz, die Wände äusserst dünn und kaum mehr erkennbar. Ausser-

Digitized by Google

dem aber muss hier eine Umwandlung, eine Dehiscenz der bestehenden Membranen und eine Neubildung von Grundsubstanz, die nicht mehr alveolär vor sich geht, stattfinden. Es entwickelt sich in continuirlichem topographischen Uebergange zum Knorpel bald streifige Grundsubstanz und fibröses Gewebe ohne Gewebslücken, bald lockeres Maschenwerk mit solchen Lücken und zwar in allen Modificationen.

Wenn die successive Gliederung der auswachsenden und verknorpelnden Fingeraxen ihr Ende erreicht, und alle spätern Knorpelstücke centrirt angelegt sind, hört das bevorzugte Spitzenwachsthum und die Einwirkung desselben auf proximalwärts liegende Gewebe auf. Dafür ist jetzt die Wechselwirkung der Muskelaction und äusserer Widerstände auf die Bewegungshebel und das Verhältniss zwischen den wachsenden Knorpeln und den umspannenden Gewebslagen mehr zu berücksichtigen. Dazu kommt eine rasch fortschreitende Differenzirung der Gewebe, kurz die Mannigfaltigkeit der Beziehungen wird eine ausserordentlich verwickelte.

Die Form und Verbindungsweise der Knorpelstücke erleidet noch eine Reihe von Umwandlungen, ebenso die gegenseitige Lage. Von Interesse ist namentlich, wie der ulnare Theil des Carpus allmälig den früher sich entwickelnden radialen wieder einholt. Der distale Theil des Carpus wird dabei radialwärts geschoben und die Richtung der Finger zum Vorderarm wird geändert. An 9 mm langen Larven von Trit. taen. hatte der Vorderarm eine mittlere Richtung zu derjenigen der beiden ersten Finger. An 10,5 mm langen Larven liegt schon der zweite Finger in der Richtung des Vorderarmes; an 14 mm langen Thieren ist es der dritte. Das Basale comm. rückt dabei allmälig aus einer Stellung ulnar zur Fortsetzung der Radiusrichtung in eine solche radial davon. Basale 3 und 4 drängen sich distalwärts vor und gelangen mehr und mehr in dieselbe Querreihe wie das Bas. comm. Dass Met. c. I und *r* sich an der radialen, palmaren Peripherie des Bas. comm. einander nähern, wurde schon erwähnt.

---

b. Hintere Extremität bei Tritonen.

Bei der Entwicklung der hintern Extremität sind keine wesentlich neuen Erscheinungen zu besprechen, und unsre Kenntniss der Correlationen ist noch viel zu unentwickelt, als dass wir irgendwie consequent nachweisen könnten, wie die Verschiedenheit des morpho-

Digitized by Google

logischen Endresultates in bestimmten Verschiedenheiten des status quo ante ihre Erklärung findet.

Auf die erste Bildung des Zellhaufens der Extremität peripher unter der Haut, aussen an der segmentirten Muskulatur, auf die Differenzirung in eine streifige Anlage (Becken) und eine säulenförmige, senkrecht darauf gerichtete Zellmasse (Femur), auf die seitliche Abgrenzung der zellreichen Verbindungsstelle durch streifiges Gewebe, auf die Verknorpelung des Beckengürtels und die etwas später und centrirt erfolgende des Femur will ich nicht näher eintreten. (Bei Trit. taen. fand ich auch in der Zwischenzone zwischen den knorpligen Anlagen von Femur und Becken ein zartes Alveolenwerk von Knorpelgrundsubstanz entwickelt.) — Die hintere Extremität ist schon in diesen frühen Stadien in allen Theilen verhältnissmässig kürzer und dicker als die vordere.

Auch bei ihr entsteht etwas seitlich an der ursprünglichen Spitze des Zapfens ein kleiner Vorsprung, welcher zur einen Randzehe wird, und auf der entgegengesetzten Seite bildet sich auch bei ihr der Randwulst für die später erst deutlich werdenden Zehen und zwar am oberen (fibularen) Rande. Aber während die vordere Extremität zuerst zweispitzig ist und der Randwulst an ihr erst später deutlich wird, tritt dieser an der hintern Extremität etwa gleichzeitig mit dem Höcker für die tibialste Zehe vor (Taf. XVI *b*).

Schon im zapfenförmigen Stadium (Tr. taen. 12,0), wo kaum die Rundung der Spitze gestört ist, erscheint das Femur deutlich knorplig; grosse Gefässe verlaufen an demselben, bilden peripher davon deutliche Schlingen und Maschen und theilen das Bildungsgewebe in erkennbarer Weise ab. Entsprechend der Unterschenkelgegend sind schon jetzt deutlich zwei Säulen stärker verdichtet, die mit dem Humerus eine Gabel bilden; aber ihre Enden gehen ganz diffus in das Bildungsgewebe der Spitze über. Treten die zwei ersten Zehen und der Randwulst äusserlich vor, und finden sich in ihnen dichtere axiale Massen, so bildet doch das Gewebe, welches der Tarsus-Anlage entspricht, eine noch vollständig continuirliche, von Gefässlücken durchbohrte Masse. Es handelt sich also auch hier nicht um axiale Strahlen, welche vom Femur aus getrennt in die Zehen laufen.

Die Auffassung des axialen Gewebes in toto als eine von Gefässen durchbohrte Platte oder als ein Maschenwerk (vgl. die Darstellung im zoologischen Anzeiger No. 9 1878) ist für die hintere Extremität noch zutreffender als für die vordere, weil die

Digitized by Google

Unterschenkelgegend früher eine Masche darstellt als die Vorderarmgegend und weil der Randwulst deutlicher und mehr durchbohrt ist, als bei der vordern Extremität. Auch bei der hintern Extremität gehen zwei Endstrahlen, die beiden tibialen Zehen, den übrigen in der Entwicklung bedeutend voran, dabei die zweite auch wieder der ersten und zwar mehr, als der zweite Finger dem ersten. Im Tarsus ordnen sich proximal von den stärker entwickelten Zehen die Zellen ebenfalls deutlich zu stärker gefestigten, aufgehellten Massen; aber dies geschieht zunächst ausschliesslich tibialwärts von der Tarsallücke zwischen der Basis der tibialen Zehen und den Unterschenkelsäulen, während am Carpus ein Fascikel auch an der andern (ulnaren) Seite der entsprechenden Gefässlücke vorbeizieht.

Sondern sich im Tarsus die beiden tibialen Säulen deutlicher, so entwickelt sich die mittlere, basal vom stärkeren zweiten Finger gelegene etwas rascher, als diejenige des tibialen Randes. — In der Unterschenkelgegend sind die beiden Säulen früher ausgeprägt und stehen weiter von einander ab, als am Vorderarm; es besteht proximal eine deutlichere Sonderung der mittleren Säule des Tarsus in zwei an die Unterschenkelsäulen sich schliessende Schenkel; namentlich der fibulare derselben formt sich zu einem regelmässig geschichteten Balken.

Die gewebliche Entwicklung in den proximalen Theilen der ersten und zweiten Zehenaxe (die mit der Ausbildung dunkler Elemente verbundene Aufhellung und Vergrösserung der Mehrzahl der Zellenleiber) hält ungefähr gleichen Schritt mit derjenigen von Tibia und Fibula, ja sie geht eher etwas rascher vor sich. Zugleich entwickelt sich basal zu beiden Zehenaxen ein dichteres Centrum, das auch hier, so weit ich sehe, von Anfang an einheitlich ist (Basale commune).

Im Knie besteht so gut wie keine Knickung. Die fibulare Säule stösst directer gegen das Ende des Femur als die ulnare gegen den Humerus. Tibia und Fibula entwickeln sich gleichzeitiger; die Tibia ist allerdings dabei etwas im Vorsprung.

Schon bevor Knorpelgrundsubstanz da ist, besteht centrirte Anlage für die Tibia und die Fibula gegenüber dem Femur. In diesen beiden Centren erscheinen die ersten Spuren von Knorpelgrundsubstanz durch eine knorpelfreie Zone von dem Femur-Knorpel getrennt (Taf. XIX Fig. 6). Ferner tritt der erste Knorpel in den proximalen Theilen der ersten und zweiten Fingeraxe und in ihrem Basale früher auf als im proximalen Theile des Tarsus, und zwar, wie mir scheint,

Digitized by Google

zunächst im basalen Abschnitt der Axe der zweiten Zehe, wenig später im Basale, bald darauf in der ersten Zehe. Ja es erscheint der Knorpel im Metatars. II schon deutlich entwickelt zu einer Zeit, wo in der Fibula noch kaum eine Spur von Knorpelgrundsubstanz sichtbar ist. Zu dieser Zeit ist die Sonderung des ganzen Tarsus in Zellsäulen noch wenig ausgeprägt.

Es schreitet also auch in der hintern Extremität die Gewebsentwicklung an verschiedenen Stellen verschieden rasch vorwärts; auch hier bilden sich die Centren der Zeit nach nicht entsprechend ihrer proximodistalen Reihenfolge.

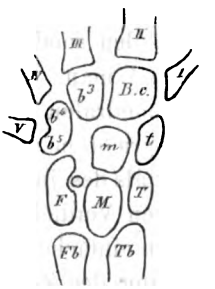
Erst nach der Verknorpelung des Bas. comm. werden die beiden tibialen Säulen deutlich. In dem Randwulste ist fibular von der centralen Tarsallücke die Abplattung der Zellen zwischen Fibula und Basale anfangs gering. Beginnt die dritte Zehe stärker auszuwachsen, so verdichtet sich auch der fibulare Theil der Tarsal-Anlage und zwar im distalen Theile unregelmässig, proximal aber neben der Tarsallücke deutlicher zu einer Längssäule. Am unregelmässigsten ist die mechanische Beeinflussung des Gewebes offenbar basal von der dritten Zehe. Hier entwickelt sich ein prochondrales Centrum mit dunkeln Elementen. Das sich verdichtende Gewebe basal von der vierten und fünften Zehe schliesst den dichtern undeutlich umgrenzten Gewebsbogen von der Fibula zum Basale comm. Wir können nur der Uebersicht halber von einer tibialen, medialen und fibularen Säule sprechen, welche drei alle im Basale comm. zusammentreffen.

Die Verknorpelung ergreift zunächst (Fig. 7 Taf. XIX) die mittlere Säule. Es bildet sich durch dieselbe vom gemeinschaftlichen Basale aus proximalwärts ein continuirliches zartes Knorpelnetz, das in der ganzen Ausdehnung, besonders aber an zwei Centren an Stärke immerfort zunimmt und bald mit dem Knorpel der Tibia sowohl als mit der Fibula in zarte Verbindung tritt. Etwas später bildet sich, von Anfang an mit der Tibia und mit dem Basale comm. in Continuität, das erste Knorpelnetz im Bezirke der tibialen Säule aus, das sich wieder in einem proximalen und in einem distalen Centrum stärker entwickelt. Zwischen beiden Knorpelsäulen dehnt sich ein feines verbindendes Knorpelnetzwerk aus. Zugleich hat sich die dritte Zehe so weit entwickelt, dass der proximale Abschnitt ihrer Axe und das prochondrale Centrum an der Basis verknorpeln, und zwar sind beide nach meinen Präparaten von Anfang an durch feines knorpeliges Lamellenwerk verbun-

Digitized by Google

den (Fig. 7 Taf. XIX). Beginnt die vierte Zehe die Haut leicht vorzutreiben, so wird die fibulare Säule in fibularwärts convexem Bogen zwischen dem Basale des dritten Fingers und der Fibula deutlicher und erhält ein zartes, mit der Fibula continuirliches Lamellenwerk von Knorpelgrundsubstanz, das sich auch stellenweise mit demjenigen der mittleren Säule in Verbindung setzt. Dasselbe wird zunächst im proximalen Theile fibularwärts von der Intermedio-fibular-Lücke zu einem besondern Centrum verstärkt. Tritt in der vierten Zehe der erste Knorpel auf, so consolidirt sich auch der distale Theil der fibularen Säule zu einem eigenen Centrum, dem Basale der vierten Zehe. Das jener Säule entsprechende Knorpelgewölbe ist hiermit fester geschlossen, noch bevor die fünfte Zehe ausschiesst. Doch wächst, wenn die fünfte Zehe knorplig wird, am proximalen Theile des Elementes, welches den IV. Mtt. trägt, ein kleiner Höcker aus, an den sich der Knorpel der fünften Zehe anschliesst. Hat die fünfte Zehe in ihrem Wachsthum die übrigen annähernd eingeholt, so besteht das gemeinschaftliche Basale für Zehe vier und fünf aus zwei durch einen dünnern Hals verbundenen Anschwellungen (Fig. 8 Taf. XIX). Bezeichnen wir die proximalsten Elemente der tibialen, mittleren und fibularen Säule als *T*, *M* und *F*, so entspricht *T* dem Tibiale, *M* dem Intermedium, *F* dem Fibulare der Autoren. Daran schliessen sich distal in der tibialen und mittleren Säule je ein Knorpelstück, welche zunächst in keiner directen Beziehung zu Fingeraxen stehen; wir wollen sie mit *t* und *m* bezeichnen; *t* ist das Tarsale 1 GEGENBAUR's, *m* das Centrale aut. Die Basalia bezeichnen wir mit *Bc* (für den ersten und zweiten Finger), b^3 und b^{4+5}. Später nähern sich die Basis des Metatars. I und das Stück *r* an der Plantarseite von *Bc* einander bis zum Zusammenstossen; dadurch wird auch *t* zum Basale 1.

Fig. 2.



Die Zehen sind relativ kürzer als die Finger. Der distale Abschnitt, kaum verknorpelt, beginnt meist schon zu einem Centrum stärker sich zu entwickeln, so dass die Gliederungsstellen verhältnissmässig früher entstehen, als an den Fingern. Das Umgekehrte findet in den Längssäulen des Tarsus statt. Hier tritt die Sonderung in der Längsrichtung im Allgemeinen erst in stärker entwickeltem knorpligem Alveolenwerke auf. So bleiben *M*, *m* und *Bc* sehr lange

Digitized by Google

eine einheitliche Knorpelsäule, namentlich bilden *M* und *m* zusammen lange ein gemeinsames Stück. Eine deutliche knorplige Verbindung besteht sodann zwischen b^3 und *Bc*, zwischen den Metatarsen und ihren Basalien, zwischen den Zehenknorpeln, zwischen *T* und *t*, zwischen *T* und der Tibia u. s. w. (Fig. 8 Taf. XIX).

Auch am Tarsus zeigt sich nachträglich eine stärkere Entwicklung der Seite des Randwulstes, so dass die tibialen Finger tibialwärts geschoben werden, b^3 und b^{4+5} aber allmälig distalwärts vorrücken. Am Knie kommt es, bevor die Spaltbildung auftritt, stellenweise (bei Trit. crist. und alp.) zur Bildung continuirlicher knorpliger Verbindungsnetze.

C. Salamandra maculata.

Die uns interessirenden histologischen Verhältnisse sind bei Salamandra mac. wesentlich dieselben wie bei den Tritonen. Der Aufbau der Extremität geschieht offenbar nach wesentlich demselben Modus. Die Anlage ist aber jederzeit zellreicher, als bei den Tritonen; das Längenwachsthum dominirt von Anfang an nicht so sehr. Die Zellsäulen sondern sich im Allgemeinen weniger deutlich. Immerhin erkennt man, dass es sich um wesentlich dieselbe Architektur des prochondralen Gewebes wie bei Tritonen handelt.

Es spricht manches dafür, dass bei der ersten Vertheilung des Zellmaterials des jungen Blastems und bei der in einzelnen Richtungen bevorzugten Verdichtung die Gefässe eine Rolle spielen. Jedenfalls genügt ein einfaches Spitzenwachsthum allein zur Erklärung der Verdichtung der Zellmasse in dem basalen Theil der stummelförmigen Extremität nicht. Diese Verdichtung geschieht nämlich auch hier Anfangs mehr in Form von Balken oder Gewölben um die Gefässe herum, so dass die Zellmasse in der Gegend der Mitte der Extremität nicht nur distalwärts auseinander weicht, um eine mittlere Lücke zu umschliessen, sondern auch gegen die Haut, sich an ihr proximalwärts ausdehnt und um die seitlichen Gefässe des basalen Abschnittes zurückbiegt. Distal scheinen sich neue Gefässschlingen mit neuem Zellmaterial aufzubauen, so dass sich allmälig auch wirklich die mechanischen Effecte vorzugsweise in proximo-distaler Richtung durch Ausbildung von Zellreihen und Zellsäulen summiren müssen.

Beim Auswachsen der Zehen und Finger scheint die Zellver-

Digitized by Google

mehrung zunächst nicht auf wenige Spitzenzellen localisirt zu sein; vielmehr häuft sich das Zellmaterial auch hier zwischen Gefässen zu breitern Massen, welche an der Haut sich ausbreiten und zusammenhängen, und gewölbartig um die grösseren Gefässlücken und die diese umgebenden Bezirke lockeren Gewebes zurückbiegen. Später dehnen sich diese hellen, Gefässe haltenden Bezirke gleichsam peripher gegen die Haut aus, erreichen sie und es drängt sich das zwischen inne liegende Gewebe zu immer längeren, dichteren und isolirteren Säulen zusammen. Es ist dies dieselbe Erscheinung, welche man am Randwulst bei Tritonen beobachten kann. — Daraus kann nur geschlossen werden, dass Anfangs die Zellvermehrung in grösserer Ausdehnung um die Gefässe herum stattfindet; später localisirt sich eine bevorzugte Bildung neuen axialen Blastems offenbar auf immer kleinere Bezirke; wenn man will auf die Umgebung von bestimmten peripheren Gefässschlingen. Auch bei Salamandra findet zuletzt an den Zehen eine so scharfe Localisation der Neubildung des axialen Blastems auf die Mittellinie oder Spitze statt, dass sich mitten in lockerem Gewebe an der Spitze eine Zellsäule bildet, die nur ein oder zwei Zellen breit ist.

In den zapfenförmigen Extremitäten der Salamander verdichtet sich also das Gewebe in der mittleren Säule des basalen Abschnittes und in zwei davon sich abzweigende, gabelartig distalwärts auseinander weichende Säulen; aber diese gehen ganz allmälig in das indifferentere Gewebe über, welches den ganzen Endtheil des Zapfens einnimmt. Diese Gabel ist bei Salam. mac. an der hintern Extremität relativ früher deutlich, als an der vordern.

a. Vordere Extremität von Salamandra.

Larven von 15,0 mm.

In der basalen Hälfte des Stummels findet sich eine deutliche, cylindrische, verknorpelte Anlage für den Humerus. Proximal in dieser wird allmälig das Knorpelnetz zarter, setzt sich aber doch deutlich als feines Verbindungsnetz in den Knorpel des Schultergürtels fort. Letzterer bildet mit deutlichem Knorpel eine gerandete Pfanne gegen den Humerus. Von deren Rand greift streifiges Gewebe um die Verbindungszone gegen den Humerus. Das Verbindungsnetz ist in Theilen dieser Randzone deutlicher als in der Mitte der Verbindung; es ist in letzterem kaum zu entdecken. Trotzdem

Digitized by Google

bildet der Humerus ein deutliches Centrum gegenüber dem Schultergürtel.

Larven von 16,0 mm.

Zwei Fingerhöcker springen vor. Ihnen entsprechen axiale Zellsäulen, die sich erst in der Mitte der Entfernung der beiden Spitzen vom Humerusende vereinigen; proximal davon sind wohl Andeutungen der späteren Gliederung in zwei Vorderarmsäulen, aber nur undeutlich gegeben. Auch hier geschieht das Auswachsen der Fingeraxen nicht vom Humerus aus, sondern aus einer gemeinsamen Gewebsanlage, welche dem Carpus entspricht. Die Gewebsentwicklung ist in den Fingeraxen früh weiter gediehen, als im Carpus.

Larven von 16,5 mm.

Der Randwulst entwickelt sich an der Ulnarseite. Die mittlere Carpallücke liegt noch nahe der ulnaren Peripherie; erst später drängt reichlichere Gewebsentwicklung diese Lücke radialwärts. — Der zweite Finger wächst rascher aus als der erste. Die Zellen im radialen Theile des Carpus ordnen sich nur ganz allmälig in festere Reihen und Säulen zusammen; in diesem Stadium kann man nur von einer wenig scharf umgrenzten mittleren Säule sprechen, die annähernd in der Fortsetzung des zweiten Fingers auftritt, sich proximal an die radiale und ulnare Vorderarmsäule anschliesst und durch dunkle Elemente ausgezeichnet ist. Eine radiale Säule ist höchstens etwa durch unregelmässige Zellgruppirung angedeutet. — Der Radius zeigt sich als aufgehelltes Centrum mit dunkeln Elementen, an denen vielleicht erste Spuren von homogener Beschaffenheit vorhanden scheinen. Die Ulna verläuft in stärkerer, ulnarwärts convexer Krümmung und ist weniger weit entwickelt. Streifiges Gewebe von der Oberarmgegend bildet mit den Basen von Radius und Ulna eine Kappe, die eine zellreiche Masse umschliesst, in der sich der Humerus diffus verliert. Es besteht noch eine vollkommen knorpelfreie Zone zwischen dem Oberarmknorpel und der Basis des Radius.

Larven von 17,0 mm Länge.

Im Radius ist der Knorpel deutlich geworden; die Ulna zeigt Spuren davon (in beiden zahlreiche dunkle Elemente). In der Verbindung von Radius und Humerus tritt eine starke Aufhellung der Zellen als Einleitung der Gelenkbildung auf; die Alveolenwände erscheinen knorpelfrei, dagegen verbreitet sich ein fast continuirliches Knorpelnetz vom Humerus zur Ulna. — Am Oberarm und Ellbogen

Digitized by Google

bestehen schön gestreifte Muskelanlagen. Nerven lassen sich bis gegen den Carpus hin mit Sicherheit verfolgen.

Die zwei radialen Finger sind dem dritten u. s. w. in der Entwicklung immer um ein gutes Stück voraus. In directer Linie zwischen den Basen beider Zehen und dem Radius erscheint die Zellmasse stark aber unregelmässig mechanisch beeinflusst und verworfen; klarer ordnen sich die Zellenreihen zu beiden Seiten der mittleren Carpallücke gegen den Interbrachialraum und gegen die Ulna; die Bildung von ulnarwärts gebogenen Zellreihen dehnt sich dabei über den grössten Theil der Masse des Randwulstes aus; sie findet zwischen der Basis des auswachsenden dritten Fingers und der Ulna auch noch statt; die Reihen werden hier durch die auswachsenden Zehen in ihrer Richtung etwas modificirt. Auch eine Verdichtung, entsprechend dem vierten Finger, ist im Randwulst schon angedeutet. Von beiden Seiten der Gefässlücke her stossen zuletzt proximal zwei deutlich geformte Zellsäulen fast rechtwinklig gegen das Ende der ulnaren Vorderarmsäule zusammen. Die mittlere Säule erscheint, namentlich auch radialwärts von der mittleren Carpallücke, deutlicher geweblich weiter entwickelt.

Larven von 18,0 mm Länge.

Die erste Zehe bildet äusserlich mit der zweiten einen spitzen, der Randwulst mit dieser einen stumpfen Winkel.

Die erste und zweite Fingeraxe sind sehr deutlich gefestigt, zum Studium der dunkeln Elemente sehr geeignet. Auch die dritte Fingeraxe ist fester geformt. Die mittlere Region des Carpus sondert sich von dem radiaeln Theile als regelmässige geschichtete Zellsäule. Diese scheint fast in toto proximal an der Gefässlücke ulnarwärts gegen das Ende der Ulna zu liegen [1]).

[1]) Auch an die Seiten des Radius laufen Zellreihen. Flächenschnitte der Extremität durch die Mitte der Verbindung des Endes des Radius mit dem proximalen Theile der mittleren Säule zeigen die verbindenden primären Alveolen so, als ob sie von der andrängenden mittleren Säule abgeplattet und proximal geschoben wären, dabei aber doch für diese Säule ein Widerlager bildeten, indem sie radialerseits in ihrer Verbindung mit den radialen Zellmassen (Ende des Radius) beharren. Die Wände der Alveolen sind stark, laufen wesentlich ulnar- und etwas proximalwärts und fassen stellenweise dunkle Elemente zwischen sich. Es bildet sich so eine Art festeren Gewölbes nach dem Princip der Hängebrücken. — Später festigt sich der Verbindungsbalken zwischen mittlerer Säule und Ulna mehr in sich selbst.

Digitized by Google

Die Ulna zeigt nun ebenfalls deutlichen Knorpel; der Radius ist entsprechend weiter entwickelt. — Die Zwischenzonen im Ellbogen sind stärker aufgehellt, dabei aber frei von Knorpelgrundsubstanz. An der Schulter kann von knorpligen Alveolenwänden kaum die Rede sein; es sind daselbst bereits Spalten vorhanden.

Larven von 19,0 mm Länge.

Hauptsächlich an der Basis des zweiten Fingers, doch auch in einiger Beziehung zum ersten entsteht ein in die Quere stärker ausgedehntes basales Centrum. — Die radiale Säule, an verschiedenen Stellen ungleich dicht, ist deutlicher geworden; die Sonderung gegenüber der mittleren schärfer. Die radiale Säule liegt dabei so weit radialwärts, dass sie an ihrem Ende gegen den radialen Pol des queren Basale des zweiten Fingers umbiegen kann. An der Umbiegungsstelle setzt sich die Basis des ersten Fingers ein. In der Zellmasse, vermittelst welcher radiale Säule und erste Fingeraxe zusammen und gegen die radiale Seite des Basale stossen, entwickelt sich nun aber wesentlich die Verbindung zwischen dem Basale und der ersten Fingeraxe weiter und sie festigt sich im Anschluss ans Basale zu einer gebogenen Säule. Es kommt in dieser Zellmasse nicht zur Bildung eines eigenen Basale für den ersten Finger; die entsprechende Verdichtung geschieht offenbar im Anschluss an das schon bestehende Basale. Letzteres gehört Anfangs ausschliesslicher dem zweiten Finger an, als es bei Tritonen der Fall zu sein scheint.

Man hat bei dem Vergleich zu berücksichtigen, dass bei Salamandra die Finger überhaupt zu dieser Zeit nicht so mächtig auswachsen, wie bei Tritonen und dass auch, die erste Verdichtung an der Basis der Finger langsamer vor sich geht. Auch ist der zweite Finger dem ersten in der Entwicklung etwas weiter voran, als bei Tritonen. Daher scheint die allmäligere Ausbildung des Basale nicht ohne Bedeutung, ebensowenig wie sich die interessante Beziehung zwischen der allmäligeren Entwicklung des radialen Theiles des Carpus und jener geringern Bevorzugung der radialen Finger verkennen lässt. Die Zellen an der Basis der dritten Fingeraxe sind sowohl zwischen letzterer und dem ulnaren Pole des Basale als proximalwärts gegen die Ulna zusammengedrängt; doch ist noch kein eigentliches gerundetes prochondrales Centrum deutlich.

Digitized by Google

Larven von 20,0 mm.

In dem Centrum, das auch bei Salamandra immer entschiedener zum gemeinschaftlichen Basale für den ersten und zweiten Finger wird, tritt unter Vergösserung der mittleren Alveolen eine Verknorpelung der Scheidewände auf; ebenso werden die proximalen Theile der ersten und zweiten Fingeraxe knorplig. Derselbe Process findet im basalen Theile der mittleren und der radialen Säule statt, vielleicht auch in der radialen Säule in einem Herde am distalen Ende. Ob in der Verbindung zwischen dem Basale comm. mit den zwei Fingeraxen und dem distalen Herde der radialen Säule schon ein zarter Knorpelschimmer vorhanden ist, vermag ich nicht sicher anzugeben. Jedenfalls ist er weniger deutlich, als in den folgenden Stadien. Zu dieser Zeit sind in Radius und Ulna die Knorpelscheidewände schon recht mächtig.

Larven von 21,0 mm Länge.

Die radiale Säule des Carpus zeigt zwei verknorpelte, gleich grosse Centren *R* und *r*. Die mittlere Säule ist im basalen Theile neben der Gefässlücke weit entwickelt. Distal schwindet der Knorpel allmälig. In der Höhe von *r* zieht ein Streif dunkler Elemente quer durch die mittlere Region des Carpus; hier findet sich wesentlich im Anschluss an die dunkeln Elemente eine Verknorpelung der primären Alveolenwände. Vollständig getrennt davon folgt weiter distal das Bas. comm. In der ulnaren Carpalmasse wird durch undeutliche Zellgruppen mit dunklen Elementen eine schmälere Säule dargestellt. In den Zwischenzonen zwischen den Knorpelcentren des Carpus, namentlich innerhalb der Längsreihen, und an einzelnen Stellen der ulnaren Säule entdeckt man mit starker Vergrösserung, dass die Alveolenwände schon einen ersten homogenen Schimmer zeigen; doch ist der Process sicher weniger weit gediehen, als bei

Larven von 22,0 mm Länge.

Die ulnare Säule besitzt bei diesen neben der Gefässlücke ein deutliches verknorpeltes Centrum, das mit radienartig zur Gefässlücke gestellten dunkeln Elementen versehen ist. Distal davon fügt sich die Basis der sich consolidirenden Axe des vierten Fingers ein, welche zu einem besondern basalen Centrum wird. In diesem und in der Fingeraxe tritt der erste Knorpelschimmer auf. — An der Basis der dritten Fingeraxe, wo zwei Gewebssäulen wie zwei Schenkel, die eine gegen die Ulna (gegen das Basale 4), die andre gegen das Basale comm. abgehen, findet Aufhellung und Verknorpelung statt (Basale 4). Auch

Digitized by Google

zwischen der mittleren Säule und dieser Stelle sind die Zellen eingeengt. Mit dem Basale comm. hängt das Basale 3 durch ein deutliches knorpliges Alveolenwerk zusammen. Auch der Zusammenhang zwischen dem Basale comm. einerseits, dem ersten und zweiten Fingerknorpel, und dem Centrum *r* andererseits, sowie derjenige zwischen den zwei gut gesonderten Elementen der radialen Säule, ist ein inniger. Die mittlere Säule ist fast continuirlich verknorpelt; proximal vom Basale commune liegt eine deutlichere Gliederungsstelle, dann folgt im Anschluss an jenen quergezogenen Herd dunkler Elemente schwacher Knorpel in grösserer Breite; noch weiter proximal wird zur Seite des Gefässes der Knorpel in schmalerer Säule stärker. — Die mittlere und radiale Säule hängen unter sich, mit den Fingerknorpeln und mit Radius und Ulna durch zartes Knorpelgewebe zusammen.

Ueber die Sättel, welche zwischen den Fingeraxen und den skeletogenen Centrirungen des Carpus gebildet sind, legt sich streifiges Gewebe dicht und rundet diese Stellen scharf aus. Zur Seite der Fingeraxen sind Muskelanlagen zu sehen; weiter entwickelte finden sich an den Flächen des Carpus; schöne lange Fasern liegen um Ellbogen und Vorderarm. Die Muskulatur der Schulter ist quergestreift. In der Ellenbeuge haben sich zwei Gelenkspalten entwickelt. Zwischen beiden liegt eine Gewebsmasse, deren Zellen durch ein sehr zartes, streifig und dehiscent gewordenes Alveolenwerk nur unvollkommen geschieden sind. Dieses Alveolenwerk war offenbar zum Theil verknorpelt. Die Schulterverbindung besitzt eine ausgedehnte Gelenkspalte.

Larven von 23,0 mm (Taf. XIX Fig. 5).

Die Centren im Carpus sind grösser, stärker und mehr rundlich geworden; auch die ulnaren sind deutlich. Die Basalia bilden ein geschlossenes Gewölbe. Die beiden radialen Fingerknorpel sind von dem Basale comm. entschiedener abgegliedert und sie beginnen sich selber in mehrere Theilstücke zu sondern. Die mittlere Säule weist nun ebenfalls zwei undeutlich gesonderte Centren (*M* und *m*) auf. Die Abbildung 5 auf Taf. XIX erspart uns eine lange Beschreibung. —

Die weitere Entwicklung.

Ich hätte noch zu melden, wie sämmtliche Phalangen sich bilden; doch kann ich nicht genau angeben, ob die Phalangen der ulnaren Finger schon prochondral sich centriren oder erst, nach-

Digitized by Google

dem das Grundgewebe im Anschluss an die mehr proximal gelegenen Theile verknorpelt ist. Ist aber einmal die Allmäligkeit des Processes der Umwandlung prochondralen Gewebes in Knorpel und die Möglichkeit, dass die Centrirung zu sehr verschiedenen Zeiten erfolgen kann, zugegeben, so wird man jenen Verhältnissen nicht mehr in allen einzelnen Fällen besonderes Gewicht beilegen. Für die weitere Entwicklung ist namentlich charakteristisch die fortschreitende Differenzirung der peripheren Gewebe und das enorme Wachsthum des Knorpels, welches zum Theil durch Theilung der Knorpelzellen geschieht. Die Knorpelstücke stossen allseitiger zusammen und werden facettirt. Der knorplige Zusammenhang erhält sich auch hier an einzelnen Stellen, namentlich des Carpus und der Finger längere Zeit und er löst sich wie bei den Tritonen.

Bei Salamandra führt die nachträgliche stärkere Entwicklung des ulnaren Theiles des Carpus zu sehr bedeutenden Verschiebungen; es bekommt in Folge dessen die mittlere Säule eine ganz schräge Lage zum Vorderarm und das Bas. comm. rückt sehr weit radialwärts; *r* gelangt nach ganz demselben Modus zu der Basis des I. Mtt. in directe Beziehung wie bei Tritonen.

Die Verbindung von Intermedium und Ulnare (*M* und *U*) wird wie es scheint bei verschiedenen Individuen verschieden früh eine innige.

b. Hintere Extremität von Salamandra mac.

Beim Feuersalamander verhält sich die Entwicklung der hintern Extremitäten in ähnlicher Weise zu derjenigen der vordern, wie dies bei Tritonen der Fall war, und sie verhält sich ähnlich zur Entwicklung der hintern Extremitäten der Tritonen, wie sich der Entwicklungsgang der vordern Extremität von Salamandra zu demjenigen von Triton verhält. Wenige Worte werden genügen, um das Wesentliche des Processes anzudeuten.

Wie bei Tritonen so entstehen auch bei Salamandra die axialen Säulen der Unterschenkelgegend relativ früher, als diejenigen des Vorderarmes. Schon in der zapfenförmigen Extremität gabelt sich die einfache basale Axensäule in der Mitte des Zapfens in zwei Schenkel, welche diffus in dem Keimgewebe sich verlieren. — Auch an der hintern Extremität wachsen die Zehen aus einem continuirlichen, noch wenig verdichteten embryonalen Gewebe vor, welches der Anlage des Carpus entspricht. Aber gegenüber den Tritonen ist Salamandra auch bei der hintern Extremität dadurch ausgezeichnet, dass die ersten Zehen

Digitized by Google

weniger rasch verwachsen, die Zehen des Randwulstes aber verhältnissmässig schneller sich entwickeln. Der erste Knorpel tritt in den beiden tibialen Zehen später auf, als in der Fibula [1]).

Die Zellen des Tarsus ordnen sich im Anschluss an das Auswachsen der Zehen nach ähnlichem Principe wie beim Tarsus der Tritonen; nur sondern sich die Zellsäulen weniger deutlich. Wie bei den Tritonen beschränkt sich die von den beiden tibialen Zehen auf die proximal von ihnen im tibialen Theile des Tarsus gelegenen Gewebe ausgeübte Wirkung wesentlich auf die tibiale Seite der mittleren Tarsallücke. Wenn sich die verdichteten fibularen Partieen der Tarsal-Anlage zu einer Art von Gewölbe oder Säule geschlossen haben, so steht dieselbe nicht nur mit der Fibula, sondern auch mit dem Basale commune in innigerer Verbindung.

Auch im Tarsus von Salamandra bildet sich nämlich an der Basis der zwei tibialen Zehen zunächst ein einfaches prochondrales Centrum (*B*); mindestens eben so früh verdichtet sich das Gewebe tibial von der mittleren Gefässlücke zu einem prochondralen Centrum (*M*).

Das Femur erscheint, soweit sich aus meiner nicht ganz vollkommenen Reihe von Entwicklungsstadien entnehmen lässt, gegenüber dem Becken schon centrirt, bevor es den ersten Knorpelschimmer zeigt. Jedenfalls ist in der Tibia und Fibula deutlicher Knorpel vorhanden, während in der Zwischenzone noch keine Knorpelgrundsubstanz besteht, oder bestanden hat. Der erste Knorpel tritt in der Tibia auf bei Larven von 22 mm, in der Fibula bei solchen von 23 mm Gesammtlänge [2]).

In den basalen Theilen der ersten und zweiten Zehenaxe sah ich den ersten Knorpelschimmer an 26 mm langen Embryonen auftreten.

Leider fehlen mir Stadien, welche das allererste Auftreten des Knorpels im Tarsus illustriren. Aber vermuthlich sind die Bezirke, in denen dies geschieht, ebenso wie es bereits beim Carpus von Salamandra beobachtet werden konnte, von Anfang an etwas mehr ge-

---

[1]) Wie bei den Tritonen bleibt die Anlage der Ober- und Unterschenkelgegend kleiner als die entsprechenden Gegenden der vorderen Extremität. Die ersten Spuren von Knorpel treten in Tibia und Fibula nicht um so viel früher vor der Verknorpelung der Zehen auf, als dies beim Oberarm der Fall war; ein ähnlicher, geringer relativer Unterschied bestand auch bei den Tritonen zwischen vorderer und hinterer Extremität.

[2]) Die Maasse sind wie immer den von mir selbst gesammelten Thieren gleich nach der ersten Erhärtung in Chromsäure entnommen. Es kommen übrigens gerade bei Salamandra sehr grosse Schwankungen vor.

Digitized by Google

sondert als bei den Tritonen. Vermuthlich findet sich aber auch hier früh ein allerfeinstes verbindendes Alveolenwerk von Knorpelgrundsubstanz zwischen den meisten der stärker entwickelten Knorpelcentren.

Die nächsten mir zur Verfügung stehenden Präparate, die von circa 28 mm langen Thieren stammen, zeigen schon sämmtliche Knorpelstücke des Tarsus als leicht facettirte nahe zusammenliegende Centren. *F*, b^4, b^3 und *Bc* schliessen sich zu einem fibularen Gewölbe zusammen. Die fünfte Zehe springt äusserlich als kleiner Höcker vor; diesem entspricht eine säulenförmige, in dem basalen Theile verknorpelte Axe und ein kleines aufgehelltes basales Centrum, welches in einem äusseren Einschnitt zwischen den schon sehr stark entwickelten Knorpelstücken *F* und b^4 liegt.

Das Verwachsen der fünften Zehe erfolgt also verhältnissmässig spät: Metat. V und Basale 5 beginnen erst jetzt sich von einander abzugliedern. Zur Bildung des Basale 5 wird nicht ein Theil des bisher zu Basale 4 gehörenden Alveolenwerkes verwendet, sondern eine aussen an demselben liegende Zellmasse. Dieses Basale 5 dringt auch in viel spätern Stadien nicht zwischen Basale 4 und *F* (Fibulare) gegen das Centrale vor, wie GEGENBAUR[1]) es für die Larven postulirt und abbildet, sondern das Verhalten entspricht etwa den aus der Zeichnung jenes Autors ersichtlichen Verhältnissen bei Menopoma und beim erwachsenen Erdsalamander. Stück *T* und der Metat. I sind an der tibialen Seite des Bas. comm. mit einander in Fühlung getreten; aber man erkennt noch an solchen Präparaten, an denen sämmtliche Zehenphalangen entwickelt sind, zwischen jenen beiden Stücken ein tibialerseits durch einen Muskel abgegrenztes dreiseitiges Feld, das mit einer Spitze bis nahe ans Bas. comm. vordringt. Dieses Feld wird leicht übersehen, wenn die Knorpelgrundsubstanz nicht besonders tingirt ist. Auch hier wird also *t* erst secundär zum Basale 1.

An Präparaten der zuletzt erwähnten Stadien sind wie schon früher die Centren des Tarsus durch ein sehr deutliches knorpliges Alveolenwerk fast überall unter sich und mit den Metatarsen, zum Theil auch mit den Unterschenkelknorpeln verbunden; doch ist dasselbe stellenweise schon in Spaltung begriffen. Erst in diesen Stadien kann man eine Anordnung in Radien, die von einem fibularen Hauptstrahl ausgehen, mit grösserer Leichtigkeit auffinden.

[1]) GEGENBAUR, Untersuchungen zur vergl. Anatomie der Wirbelthiere I. Carpus und Tarsus.

Digitized by Google

III.

Hauptergebnisse der Untersuchung.

1. Bevor in den axialen Geweben der Extremitäten von Salamandra mac., Trit. alp., crist. und taen. Knorpelgrundsubstanz auftritt, besteht in denselben ein zelltrennendes, nicht homogenes Alveolenwerk; dasselbe ist wahrscheinlich protoplasmatischen Ursprunges.

2. Die erste Verknorpelung besteht in einer Umwandlung dieses schon bestehenden Alveolenwerkes. Die umgewandelte Substanz wird durch gewisse Farbstoffe (Haematoxylin) besonders stark gefärbt und als homogen charakterisirt. Zum Nachweis der ersten Umwandlung sind sehr feine Methoden nothwendig.

3. Sind diese beiden Sätze richtig, so bleibt keine andere Annahme möglich, als dass auch das weitere Wachsthum der Knorpelgrundsubstanz wesentlich durch Umwandlung des Protoplasma der Zellen geschieht. Bei der Theilung von Knorpelzellen muss die neue Scheidewand zuerst verdichtetes Protoplasma sein, das allmälig homogen wird. Im Laufe meiner Untersuchung bin ich auf keine Thatsachen gestossen, welche diese Folgerungen direct bestätigen.

4. Es besteht kaum eine Zellpartie der skeletogenen Anlage der Extremität, welche sich nicht bei dem einen oder anderen der untersuchten Thiere zu jungem Knorpel entwickelte. Ich habe für Carpus, Tarsus, Finger und Zehen bei allen untersuchten Thieren einen bisher ungeahnten deutlichen knorpligen Zusammenhang der einzelnen Knorpelcentren nachgewiesen, den auch GOETTE nicht gesehen hat.

5. Dass besondre Stellen der Anlage in der Entwicklung zum Knorpel bevorzugt sind ist eine Thatsache, für die zur Zeit keine ausreichende Erklärung gegeben werden kann.

6. Diese Differenzirung findet weder ausschliesslich im prochondralen Gewebe, noch ausschliesslich erst im jungen Knorpelgewebe statt. Die Anlagen späterer Skeletstücke können schon prochondral centrirt sein, oder sie sondern sich erst aus jungem

Digitized by Google

Knorpel, oder auch erst aus recht stark entwickeltem Knorpel. — Es können sich prochondrale oder chondrale Centren bei fortschreitender geweblicher Entwicklung weiterhin in einzelne Theilstücke sondern.

7. Ein Gewebstheil ist centrirt, wenn er sich abweichend von seiner Umgebung geweblich weiter entwickelt, wäre der Unterschied auch nur graduell. Es wird in Zukunft nöthig sein, für die Centren der Skeletanlagen genau anzugeben, zu welcher Zeit der geweblichen Entwicklung sich dieselben von der Umgebung zu sondern beginnen.

8. Die Ausbildung von weniger entwickelten Gliederungsstellen (Zwischenzonen) ist zunächst natürlich blosse Begleiterscheinung der Centrirung. Die gewebliche Entwicklung schreitet oft ganz in demselben Sinne weiter, wie in den Centren, nur weniger rasch (z. B. bei secundärer Verknorpelung von Zwischenzonen); meist aber werden tiefere Verschiedenheiten früher oder später bemerkbar. Es erscheint dabei nicht unmöglich, einzelne Theilerscheinungen der geweblichen Weiterentwicklung der Zwischenzonen auf äussere Ursachen zurückzuführen. So ist die Mitwirkung mechanischer Kräfte zur Sonderung und Spaltung des bestehenden Alveolenwerkes nicht a priori auszuschliessen. Ich habe darauf hingewiesen, dass die Eröffnung der Alveolen in eine Zeit fällt, in der die anstossenden Centren schon mit deutlichen Muskelfasern in Verbindung sind.

9. Von der Ansicht ausgehend, dass wenigstens ein Theil der Wechselbeziehungen der Gewebe der Analyse zugänglich ist, habe ich versucht einige Entwicklungserscheinungen in gegenseitige Beziehung zu bringen. Es ist in dieser Beziehung für die thierischen Gewebe noch wenig geschehen. Folgendes erscheint mir bemerkenswerth:

a) Die Abplattung der axialen Zellen in proximo-distaler Richtung bei dem triebartigen Vorsprossen der Extremität oder von Auswüchsen derselben.

b) Die stärkeren Compressionsvorgänge an einzelnen Zellen und Zelltheilen, welche zu der Bildung der dunkeln prochondralen Elemente führt.

c) Die Bildung eines prochondralen Centrums an der Stelle, wo die beiden ersten Finger- und Zehenaxen resp. die in ihnen sich fortleitenden mechanischen Effecte zusammen auf die Zellmassen des Carpus und Tarsus treffen.

d) Die secundäre Ausbildung von Zellreihen und Stützsäulen in Carpus und Tarsus, welche in enger Beziehung zu dem Vorwachsen der Finger und Zehen steht. Die aus dem nicht gleich-

Digitized by Google

zeitigen Auswachsen der letzteren sich ergebende, fortwährende Umgestaltung der Architektur, namentlich des Randwulstes.

e) Die enge Beziehung hinsichtlich Ort und Zeit zwischen der Entstehung der Basalia 3 und 4 (4+5) einerseits, den Zehen und Fingern andererseits.

10. Die Angaben GOETTE's, dass in den Extremitäten von Tritonen ein Knorpelbaum, erst als einfacher Stamm, der sich im Weitern verästelt, auswachse und secundär in Längsabschnitte sich gliedere, sind auch dann nicht richtig, wenn sogar das axiale Gewebe, dessen Alveolenwände noch nicht homogen sind und gegen Farbstoffe noch nicht besonders reagiren, als Knorpel bezeichnet wird.

11. Der Versuch von A. GOETTE, eine besondere Strahlentheorie an Stelle der Archipterygiumtheorie entwicklungsgeschichtlich zu begründen, muss, soweit wenigstens GOETTE sich dabei auf die Tritonen stützt[1]), von vornherein als misslungen betrachtet werden. Wie die Sonderung der Säulen und Centren des Carpus und Tarsus aus einer continuirlichen Anlage geschieht, wurde im Laufe meiner Arbeit genauer erläutert.

12. Die gewonnenen Thatsachen widersprechen nicht direct der Archipterygiumtheorie; namentlich erscheint eine Uebereinstimmung zwischen der Entwicklung einer Flosse und einer von Gefässen durchbohrten axialen Gewebsplatte recht wohl möglich zu sein. Ich behalte mir daher die Selachierextremität zur Untersuchung vor. Dagegen wird man bezüglich der Detaillirung jener Theorie für einstweilen zu einiger Vorsicht gemahnt. Die postulirte radiäre Anordnung zu einer Stammreihe ist in frühen Embryonalstadien weniger deutlich, als in späteren.

Ich enthalte mich aller weitern morphologischen Erörterungen da, wo des thatsächlichen noch so viel zu ermitteln ist. Für genaue vergleichend entwicklungsgeschichtliche Untersuchungen bleibt hier noch lange ein lohnendes Arbeitsgebiet offen.

Breslau, 1. Dec. 1878.

---

[1]) A. GOETTE. Zur Entwicklung des Gliedmassenskelets der Wirbelthiere. No. 11 (1878) des zoolog. Anzeigers von J. V. CARUS, pag. 246.

Digitized by Google

Erklärung der Abbildungen.

Tafel XVI a u. b.

Aeussere Gestaltung der Extremitäten von Triton taeniatus, alpestris und cristatus, und von Salamandra maculata und atra.

Links sind die sich entsprechenden Entwicklungsstadien der vorderen Extremitäten, rechts diejenigen der hinteren übersichtlich nebeneinander gestellt. Das äusserliche Vorsprossen der Zehen ergab ein brauchbares Merkmal. Die höher oben in den Colonnen stehenden Figuren entsprechen jüngern Stadien. Die beigefügten Maasse sind die Gesammtlängen der Larven in mm (Mittelwerthe aus meinem Material). Die Vergrösserung ist nicht für alle Bilder dieselbe, namentlich für die ältern Stadien verhältnissmässig klein, des Raumes wegen. Die linke Seite der Figuren entspricht durchweg der Seite des Randwulstes, also der ulnaren an der vordern, der fibularen an der hintern Extremität. Bei den jüngsten vordern Extremitäten von Trit. taen. ist der untere Leibescontour beigezeichnet. Eine rohe Skizze der Aftergegend eines 12,0 mm langen Trit. taen. zeigt den das hintere Ende der Leibeshöhle umspannenden Beckensegmentalbogen und den von seiner Wurzel ausgehenden Extremitätenzapfen in situ.

In der Colonne für die hinteren Extremitäten von Salamandra ist den Extremitäten von Alpensalamanderlarven die Bezeichnung *Sa*, denjenigen des Feuersalamanders *Sm* beigefügt.

Tafel XVII.

Alle Figuren, ausgenommen No. 2, sind genau nach bestimmten Stellen von Schnitten mit Hülfe von HARTNACK 10 Imm. oder SCHIECK trocken 11 gezeichnet. Knorpelgrundsubstanz roth.

Fig. 1. Trit. taen. von 8,5 mm Länge. Axiales Gewebe aus dem Carpus mit den auf Seite 245 u. ff. des Textes beschriebenen Verdichtungen der Zwischenkernsubstanz (primäres Alveolenwerk). *a*, *b*, *c* u. s. w. sind Kerne. Vgl. pag. 245 u. ff.

Fig. 2. Trit. taen. von 8,5 mm Länge. Axiale Zellsäule des zweiten Fingers. Abgeplattete Zellen und Kerne, dunkle, quere, prochondrale Elemente. Vgl. Text pag. 255 u. ff. (HARTNACK 9. — Skizze).

Fig. 3 u. 4. Salam. mac. von 18,0 mm Länge. Stellen aus der axialen Zellsäule des zweiten Fingers. Stattliche alveolär umschlossene Zellen. Dunkle Elemente (z. B. zwischen *n*, *o* u. *p*, zwischen *w*, *y* und *x* in Fig. 3 — zwischen *a* und *b*, *g* und *k*, neben *c* und *d* in

Digitized by Google

Fig. 4). Uebergangsformen (z. B. *d*, *e*, *g*, *l*, *r* in Fig. 3). Im untern Theile von Fig. 4 ein deutliches, noch nicht homogenes, nicht verknorpeltes, primäres Alveolenwerk. (Das Protoplasma um die Kerne *m*, *r*, *q*, *x* etc. ist in der Zeichnung nicht dargestellt.) Vgl. Text pag. 256 ff.

Fig. 5. Salam. mac. von 17,5 mm. Gewebe an der Basis der ersten und zweiten Zehe. Die Richtung der Pfeile entspricht derjenigen der beiden Zehenaxen. Facettirte, napfartig gehöhlte, keilartig gefasste Zellen und Kerne (z. B. *c*, *d*, *e*, *i*, *k*, *l*, *v*). Solche Keile von der Schneide gesehen bei *r*, *s*, *t*, *u*, *v*. Siehe Text pag. 256, 258.

Fig. 6. Salam. mac. 18,5 mm. Gut entwickelter Knorpel des Radius mit dunkeln Elementen, welche ihre keil- und flügelartigen Fortsätze verloren haben. Siehe Text pag. 262.

Allmäliger Uebergang des Knorpels in die perichondrale Zone.

Fig. 7. Trit. taen. 14,0 mm. Hint. Extr. Gleichförmig entwickeltes, axiales Gewebe mit primärem Alveolenwerk, welches rechts gegen den Knorpel des Basale comm. hin zu verknorpeln beginnt. Text pag. 254.

Fig. 8. Trit. taen. 14,5 mm. Hint. Extr. Periphere Stelle aus dem verknorpelten Basale comm. Combination aus verschiedenen Einstellungen. Bei *a*, *b*, *c*, *d*, *e*, *f*, *g*, *h* erscheinen Kerne im Grunde angeschnittener Knorpelalveolen. Breite Felder von Knorpelgrundsubstanz, im Bild übertrieben stark gefärbt, die als mächtige Schaltstücke erscheinen, sind in Wirklichkeit ein dünnwandiges Alveolenwerk. Text pag. 263.

Tafel XVIII u. XIX.

Die einzelnen Bilder sind Combinationen aus ganzen Schnittserien insofern, als die oft in verschiedenen Schnitten liegenden Mitten der skeletogenen Anlagen, der Centren und ihrer Verbindungen in derselben Bildebene dargestellt sind. Nur die Enden der Finger und Zehen sind meist nicht durch Combination mehrerer Schnitte vervollständigt. Die Knorpelgrundsubstanz ist roth wiedergegeben; sie contrastirt im Bilde kaum deutlicher von der Umgebung, als in den Schnitten. — Die Anordnung der prochondralen Zellen und der Knorpelalveolen wurde möglichst getreu dargestellt; dagegen konnten die dunkeln Elemente wenig Berücksichtigung finden.

Die Zehen sind von der radialen und tibialen Seite aus nummerirt.

CL = mittlere Carpallücke, *TL* = mittlere Tarsallücke,
Rd = Radius, *Ul* = Ulna, *Tb* = Tibia,
Fb = Fibula, *Bc* = Basale comm.

Für die übrigen Elemente des Carpus und Tarsus vergleiche man den Text und die Holzschnitte 1 (pag. 292) und 2 (pag. 299).

Tafel XVIII.

Fig. 1. Trit. taen. 9,5 mm. Vord. Extr. Text pag. 279.

Fig. 2. Trit. crist. 13,0 mm. Vord. Extr. Text pag. 286 u. ff. Carpus combinirt; die radialen Finger nach einem Schnitte, der den ersten Finger beinahe bis zur äussersten Spitze, den zweiten Finger nur in $^2/_3$ seiner Länge trifft.

Fig. 3. Trit. alp. 11,0 mm. Vord. Extr. Einfacher Schnitt, der vom Humerus bis zu den Fingerbasen die Mitte der Centren und Verbindungen, der auch den zweiten Finger ziemlich vollständig enthält, aber nicht

Digitized by Google

die Spitzen der andern Finger trifft. — Continuirliches Knorpelnetz im Carpus, beginnende Centrirung desselben. Text pag. 286 u. ff.

Fig. 4. Trit. taen. 14,0. Vord. Extr. Combinirt. Alle Centren im Carpus deutlich. Verbindendes Knorpelalveolenwerk. Beginn der Facettirung und Dehiscenz Text pag. 293.

Tafel XIX.

Fig. 5. Salam. mac. 23,0 mm. Vord. Extr. Zusammenhang der Knorpelcentren vom Vorderarm bis in die Zehen durch zartes verbindendes Knorpelalveolenwerk. Combination (nur die Spitze des ersten Fingers nicht ergänzt). Vergl. Text pag. 306.

Fig. 6. Trit. taen. 14,0 mm. Hint. Extr. Combinirt. Text pag. 297.

Fig. 7. Trit. taen 15,0 mm. Hint. Extr. Der Schnitt trifft die Mitte aller Anlagen und Verbindungen. Einzig zwischen den beiden tibialen Tarsalsäulen ist nicht die sehr schmale quere axiale Verbindung getroffen, sondern der Grund einer Gefässfurche. Vgl. Text pag. 298.

Fig. 8. Trit. taen. 17,0 mm. Hint. Extr. Mitte aller Anlagen mit Ausnahme der Spitzen der vier tibialen Zehen; im Tarsus Centren und verbindendes zartes Knorpelalveolenwerk. Text pag. 299. Vergl. Holzschnitt 2 pag. 299.

Digitized by Google

Bemerkungen über das Skelet der Korallen.

Von

G. v. Koch.

Mit Tafel XX.

1. Ueber das Mauerblatt der Riffkorallen (Madreporaria eporosa M. E.).

In allen mir bekannten Untersuchungen über den Bau der Korallen wird das Verhältniss der weichen Polypenwand zu dem sogenannten Mauerblatt (muraille, theca M. E.) als ein sehr einfaches dargestellt[1]. Man sagt nämlich: »das Mauerblatt ist der verkalkte basale Theil der Bindesubstanz[2] (Stützlamelle, Entoskelet) der Polypenwand[3].

[1] Lacaze-Duthiers (Archives de Zoologie expérimentale et générale. Paris 1873) beschreibt die Entwicklung und dabei auch die Skeletbildung von Astroides calycularis. Darnach scheinen dort, und vielleicht auch bei den übrigen M. perforata, die Beziehungen zwischen Skelet und Polypenwand ganz andere zu sein als bei den M. eporosa, auf deren Betrachtung ich mich hier beschränke.

[2] Die von M. E. behauptete Verkalkung von Epithelien und ihre Theilnahme am Aufbau des Mauerblattes ist von den neueren Autoren nicht bestätigt worden und scheint auch, wenigstens bei den Eporosa, niemals vorzukommen.

[3] Ich führe von den verschiedenen Autoren, welche dies aussprechen, nur Milne Edwards und Klunzinger an. Ersteren, weil seine Terminologie und ein grosser Theil seiner Anschauungen noch immer die herrschenden sind, letzteren weil seine Arbeit die neueste über Korallen ist. — Milne Edwards (Histoire naturelle des Coralliaires tome I p. 34) bespricht die Skelettheile, welche durch Ossification der Haut entstehen und sagt von der Theca: ». . . est une espèce de gaine produite par le durcissement de la plus grande portion de la base du derme. Elle constitue les parois solides, inférieures et latérales de la

Digitized by Google

Nun finde ich aber bei den von mir untersuchten Formen der Eporosa[1]), dass sich das Mauerblatt frei, nach innen von der weichen Leibeswand befindet (vergl. Fig. 2) und mit derselben nur am basalen Theil (oder genauer an der Grenze des belebten und des abgestorbenen Theils, s. unten) des Polypen im Zusammenhang steht. (Man vergl. Fig. 6.)

Diese Thatsache beweist, dass Leibeswand und Mauerblatt von einander unabhängige Bildungen sind und die oben angeführte Behauptung jedenfalls für einige, wahrscheinlich aber für alle Madreporaria eporosa ungültig ist.

Anderseits ergibt die Betrachtung der Sternleisten und ihrer Verbindung mit dem Mauerblatt, dass das Mauerblatt aus Verdickungen der Sternleisten, welche secundär mit einander verschmelzen, hervorgeht[2]). (Man vergl. Fig. 1—5.)

---

cavité générale, et nous l'avons designée pour cette raison sous le nom de muraille (theca).« Dabei wird verwiesen auf einen Längsschnitt von Cyathina (Caryophyllia) cyathus (a. a. O. Tafel A 5 Fig. 1), derselben Art, welche ich unten besprechen werde. — KLUNZINGER (Korallenthiere des rothen Meeres II. Theil pag. 1) charakterisirt die Steinkorallen, Madreporaria seu Sclerodermata als: »Korallthiere skeletbildend, d. h. im unteren oder hinteren Theil der Polypen, in Fuss, Wand und Gekrösfalten, sowie dem die Individuen verbindenden Cönenchym, wo es vorhanden ist, lagert sich Kalk ab, entsprechend der Form des obersten weichen Polypenleibes (s. I. Theil, Einleitung pag. 5 u. ff.) . . . .«. — Die Aufführung der Gekrösfalten (Scheidewände) als verkalkende Theile ist wohl nur aus Versehen geschehen, denn der Autor schliesst sich in der hier von ihm angeführten Einleitung der Angabe LACAZE DUTHIERS (a. a. O.), dass sich die verkalkten Sternleisten (Septa d. Aut.) zwischen je zwei Scheidewänden, die immer weich bleiben, bilden, an, einer Angabe, die auch SCHNEIDER und RÖTTECKEN (Sitzungsberichte der oberhessischen Gesellschaft für Natur und Heilkunde. Giessen, März 1871) schon gemacht haben.

[1]) Bei denjenigen Steinkorallen, deren Polypenkelche nicht über das Cönenchym hervorragen, wird es nur bei ganz jungen, noch einfachen Exemplaren leicht sein das Folgende nachzuweisen, während an den Büschen die directe Constatirung des Sachverhalts nicht mehr möglich ist. Trotzdem scheinen meine Untersuchungen an Stylophora (Jenaische Zeitschr. 1877) auch für diese Formen die an solitären Polypen gefundenen Resultate zu bestätigen.

[2]) Es könnte scheinen, als habe MILNE EDWARDS diese Art der Entstehung des Mauerblattes schon gekannt und pag. 37 (a. a. O.) beschrieben. Er sagt dort: Dans beaucoup d'autres cas la muraille est tout à fait secondaire et résulte en quelque sorte de la soudure des cloisons entre elles vers leur bord extérieur où d'ordinaire elles s'épaississent plus ou moins. Dabei ist jedoch zu bedenken, dass M. E.: 1) gerade zur Demonstration der echten muraille Ca-

Digitized by Google

Eine etwas genauere Beschreibung des Baues (soweit die hier zu behandelnden Verhältnisse in Betracht kommen) einer eporosen Koralle möge zur Erläuterung des Vorstehenden dienen und wähle ich als Beispiel die im Mittelmeer gemeine Caryophyllia cyathus, (Ellis und Solander) weil dieselbe Jedermann leicht nachuntersuchen kann und weil auch MILNE EDWARDS (s. p. 316 Anm. 3) sie als typische Form hinstellt. — Bei dieser Species besitzt der Polyp die Form eines abgestumpften Kegels, der mit seiner kleineren Fläche aufgewachsen ist. Der Kegelmantel wird gebildet durch die aussen vom Ectoderm, innen vom Entoderm überzogene Stützmembran (Bindesubstanz), welche sich an der breiteren (oralen) Endfläche des Kegels nach innen einstülpt und das Schlundrohr bildet[1]). Letzteres, der centrale Theil (s. Fig. 1 *o*), ist mit dem peripherischen Theil (der Leibeswand, Fig. 1, 2, 3 *w*) durch radiale Scheidewände (Mesenterialfalten, *s*) verbunden, die aus einer Bindesubstanzlamelle (*x*), Muskelfasern und einem Entodermüberzug bestehen. Sie theilen den Innenraum des Polypen in eine Anzahl Fächer, welche unterhalb des Schlundrohres nach der Mitte hin offen sind und an ihrer oralen Wand je eine Ausstülpung, die man als Tentakel bezeichnet, besitzen. — In diese Kammern nun ragen von der verkalkten Basis des Polypen herauf plattgedrückte, radial gestellte Fortsätze, die Sternleisten (*l*), welche aus einer bis auf ein feines Häutchen an der Oberfläche (Fig. 5) verkalkten Bindesubstanz bestehen und wie die ganze innere Wandfläche des Polypen mit Entodermzellen überkleidet sind (Fig. 5 *n*). — Die Sternleisten sind nach der Basis zu in der Nähe ihrer peripherischen Kante verdickt (Fig. 2) und in einer gewissen Höhe endlich alle durch die verdick-

---

ryophyllia cyathus benutzt, 2) die Sternleisten (septa, cloisons) als identisch mit den weichen Scheidewänden, respective als durch Verkalkung derselben entstanden, betrachtet, 3) er als Beispiel für den angeführten Satz die Fungien anführt.

[1]) Die Erkenntniss der principiellen Verschiedenheit früher als identisch betrachteter Theile der Polypen macht es nothwendig dieselben mit eigenen Namen zu bezeichnen und schlage ich dafür folgende, welche im Text ihre Erklärung finden (vergl. dazu auch Fig. 2) vor.

a) für die Weichtheile des Polypen:
Wand, Leibeswand (derma) *w*,
Schlund, Schlundwand (oesophagus) *o*,
Radialfalte, Scheidewand (paries) *s*,

b) für die verkalkten Theile:
Mauerblatt, Mauer (theca) *m*.
Sternleiste (septum) *l*.

Digitized by Google

ten Theile mit einander in Verbindung getreten. Dadurch entsteht eine, innerhalb der Polypenwand stehende, verkalkte und mit Entoderm überzogene Mauer (Fig. 2 *m*), welche die Scheidewände in je einen peripherischen (*s*,) und einen centralen Theil (*s*,,) trennt. Dabei bleibt die Verschmelzungsstelle der Sternleisten, also der Ort, den früher das jetzt verdrängte Stück der Scheidewand eingenommen hatte, meist deutlich sichtbar und erscheint auf Querschliffen bei durchfallendem Licht in Form einer dunklen, zackig gebogenen Linie. — Bei älteren Exemplaren der Caryophyllia verdickt sich das, auf die eben geschilderte Art entstandene Mauerblatt immer mehr bis es zuletzt den basalen Theil der peripherischen Kammerhälften ganz ausfüllt und dann mit der Polypenwand, unter gleichzeitiger Verdrängung der peripherischen Strecken der Scheidewände und des zwischengelegenen Entoderms, verschmilzt. Die Polypenwand stirbt dann von der Basis her nach und nach ab, ebenso wie die mit ihr verschmolzenen Weichtheile des Mauerblattes und das letztere zeigt dann nach aussen an seinem aboralen Theil eine nackte Kalkfläche (Fig. 3). — Dabei wächst der Polyp aber an seinem oralen Ende immer weiter und bietet daher in einer Reihe zur Hauptaxe senkrecht geführter Schnittebenen die verschiedenen, eben geschilderten Entwicklungsstadien der Sternleisten und des Mauerblattes dar, wie dies die schematisirten Abbildungen Fig. 1 bis 3 zeigen.

Ganz ähnliche Verhältnisse, wie die eben bei Caryophyllia geschilderten, finde ich auch bei anderen Gattungen, so z. B. bei Galacea Lampeyrana (von GODEFROY in Hamburg) und bei einer Mussa? (Rothes Meer, HAECKEL). Letztere ist noch deshalb interessant, weil bei ihr regelmässig sogenannte Dissepimenta endothecalia (transverses) (dünne verkalkte Wände, welche je zwei benachbarte Sternleisten verbinden) vorkommen. Diese entstehen auf ganz gleiche Weise wie das Mauerblatt und stehen mit ihm in sehr naher Beziehung, wie am besten durch die Abbildung Fig. 6 gezeigt wird. Diese stellt einen Theil eines Radialschliffes von Mussa dar, bei dem eine Sternleiste (*l*) und dahinter eine Scheidewand (*s*) von der Fläche, die Dissepimente (*d*), die Mauer (*m*) und die Leibeswand im Durchschnitt erscheinen.

Digitized by Google

2) Ueber das Skelet von Clavularia.

In den mir vorliegenden Beschreibungen der Gattung Clavularia ist das Skelet, welches gerade für das Verständniss der Skeletbildung bei den mit hornigen Axen versehenen Gorgonien (Axifera m.) von einiger Wichtigkeit erscheint, ziemlich oberflächlich und unklar geschildert[1]). Ich habe deshalb eine im Meerbusen von Neapel nicht selten vorkommende Art, welche vielleicht neu ist und wegen ihrer Farbe einstweilen Clavularia ochracea heissen möge, etwas genauer untersucht und will hier die gefundenen Resultate, soweit sie das Skelet betreffen, kurz mittheilen.

Es sind bei Clavularia vor Allem zwei Arten von Skeletbildungen zu unterscheiden, ein Mesoskelet und ein Ectoskelet. (Man siehe darüber diese Zeitschrift, 1878: Koch: Ueber das Skelet der Alcyonarien.) Ersteres besteht aus hyaliner Zwischensubstanz (s. Fig. 7 *x*), welche zum grössten Theil von Kalkspicula durchsetzt ist (*p*), letzteres stellt eine chitinöse Hülle dar, welche vom Ectoderm producirt wird und den basalen Theil des Polypen, soweit derselbe sich nicht einstülpen kann, überkleidet (*c*).

Die hyaline Substanz des Mesoskelets erscheint in der gewöhnlichen Form und es ist blos zu bemerken, dass sie im Vergleich mit derselben Schicht bei Cornularia cornucopiae sehr reichlich entwickelt ist (circa 0,1 mm dick) und dass ausserdem vom Ectoderm her nicht selten Zellgruppen in sie eingewandert sind. Spicula finden sich nur in der Leibeswand, d. h. in dem Theil, welcher nach aussen

---

[1]) So sagt z. B. darüber Milne Edwards (Hist. natur. des Coralliaires pag. 104 und 106) nur Folgendes: »Murailles costulées et spiculiféres« und weiter: »Ce genre .... est publié par Blainville. Ce qui parait le distinguer essentiellement des Cornulaires, c'est l'existence de grandes spicules naviculaires à la surface du polypiéroide«. — Studer (Uebersicht der Anthozoa Alcyonaria der Gazelle, Berliner Monatsberichte, Nov. 1878 pag. 633) gibt eine neue Diagnose dieser Gattung, mit der er die Formen, bei denen die Polypen auf einer häutigen Ausbreitung stehen, vereinigt und diese lautet: »Colonie rasenförmig, die Polypen mit retractilen Tentakeln und peripher, durch spindelförmige, dornige Spicula, rauher Aussenwand, durch Stolonen oder durch eine Basalmembran verbunden.« — Kölliker (Icones histiologicae pag. 131 Taf. XIX Fig. 24) gibt die Beschreibung und eine Abbildung der Spicula von Clavularia Rusei Duchaiss. et Mich. und scheinen diese darnach mit denen von C. ochracea sowohl in der Form als auch in der Grösse viele Uebereinstimmung zu zeigen. Leider konnte ich von jener Art weder Exemplare noch die Originalbeschreibung vergleichen und kann deshalb auch nicht mit Gewissheit angeben ob die meinige mit ihr identisch oder von ihr verschieden ist.

Digitized by Google

von dem Tentakelkreis liegt und lassen auch da noch eine orale Zone vollständig frei, welche bei einem ausgestreckten Polypen nahezu den fünften Theil der ganzen Länge einnimmt und sich am lebenden Thier durch ihre Durchsichtigkeit auszeichnet. In einer zweiten ungefähr eben so breiten Zone, welche zusammen mit der vorigen denjenigen Theil der Polypenwand bildet, welcher bei vollkommener Contraction des Thieres eingestülpt wird, sind die Spicula schlank, circa 0,15 mm lang und mit nur geringen Hervorragungen versehen. Dabei liegen ihre Längsaxen parallel der Hauptaxe des Polypen und ihre Vertheilung ist der Art, dass die mit den Scheidewänden verbundenen Theile der Leibeswand vollständig von ihnen frei bleiben. — Im aboralen Theil der Polypenwand sind die Spicula viel dicker, von sehr verschiedener Länge (0,1—0,25 mm) und mit hohen, zackigen Warzen versehen. Sie stehen ebenfalls parallel der Polypenaxe, aber so dicht, dass dadurch die Polypenwand ganz starr wird, doch bilden sie überall nur eine einfache Schicht, zu der im unteren Theil, in der Ansatzlinie der Scheidewände, je eine einfache, selten durch einzelne ganz kleine Exemplare verstärkte, Längsreihe von Spicula kommt (s. Fig. 7) [1]. Am aboralen Ende, da wo der Polyp sich in Stolonen fortsetzt, werden die Spicula unregelmässig verästelt, verlieren grösstentheils die Warzen und verschmelzen manchmal miteinander. Auch sind sie hier nicht mehr so regelmässig angeordnet und nicht blos auf die Polypenwand beschränkt, sondern sind auch in den Scheidewänden vorhanden, welche die Mündungen der Stolonen von einander trennen. In den letzteren finden sich ganz ähnliche Spicula wie die zuletzt beschriebenen.

Das Ectoskelet von Clavularia stellt eine (c. 0,003 mm dick auf Schliffen) structurlose Membran (s. Fig. 7 *c*) dar, welche in ihren Reactionen ganz der von Tubularia cornucopiae bekannten, aber dort viel massiger entwickelten Hülle gleicht und die untere Hälfte oder auch etwas mehr vom ausgestreckten Polypen überkleidet. Sie besitzt eine gelbliche Farbe, die durch Tinction mit Carmin gelbroth wird und ist auf ihrer Aussenseite häufig mit allerlei Fremdkörperchen beklebt.

[1]) An dieser Stelle erscheint am lebenden Thier eine flache Furche, die sich bei den in Alkohol aufbewahrten Exemplaren bedeutend vertieft, so dass dann an der Aussenwand acht scharf vorspringende Leisten hervortreten, welche mit in der Gattungsdiagnose (s. dort) aufgeführt werden.

Digitized by Google

3. Ueber Zusammensetzung der Kalktheile.

Bei meinen Versuchen, den Aufbau des kalkigen Korallenskelets zu studiren, war ich vor Allem darauf bedacht die krystallographisch einheitlichen Elemente desselben zu isoliren um dann, aus der Art ihrer Anordnung zu grösseren Gruppen, die Formen der Kalkkörper und die Structur der zusammenhängenden Kalkskelete ableiten zu können. Ich untersuchte zu diesem Zweck Spicula verschiedener Alcyonarien, dann deren verkalkte Axen, sowohl solche, die aus verschmolzenen Kalkkörpern, als solche die aus verkalkter Hornsubstanz (Pennatuliden und Axiferen) bestehen, dann Skelete von eporosen und perforaten Madreporen und erhielt bei allen Formen als letzte Bestandtheile kleine Rhomboeder, welche nahezu immer dieselbe Grösse zeigten.

Leider stellten sich dem zweiten Theil der Untersuchung (Anordnung der Rhomboeder zu grösseren Complexen bedeutende Schwierigkeiten entgegen, welche deren Abschluss wohl noch lange Zeit hinausschieben werden und deshalb möge die Notiz genügen, dass in den Spicula der Alcyonarien die Krystalle concentrisch und sehr regelmässig angeordnet sind, doch so dass ihre Axen sich mehr oder weniger kreuzen. Bei allen übrigen Formen der Verkalkung bin ich nur wenig über das bisher Bekannte hinausgekommen.

Digitized by Google

Erklärung der Abbildungen.

Tafel XX.

In allen Figuren bedeutet: *c* horniges Ectoskelet, *d* Dissepiment, *e* Ectoderm, *b* Sternleiste, *m* Mauerblatt, *n* Entoderm, *o* Oesophagus, *p* Spiculum, *s* Scheidewand, $s_,$ deren pheripherischer Theil, $s_{,,}$ deren centraler Theil, *t* Tentakel, *w* Leibeswand, *x* hyaline Bindesubstanz. — Die Weichtheile sind immer durch Carmin roth gefärbt.

Fig. 1. Schematischer Querschnitt [1]) einer Caryophyllia, dicht unter den oralen (oberen) Kanten der Sternleisten.

Fig. 2. Aehnlicher Schnitt, etwas tiefer.

Fig. 3. Noch tieferer Schnitt, an dem die Leibeswand schon verschwunden ist.

Fig. 4. Schliff durch eine kleine Caryophyllia cyathus in ziemlich stark contrahirtem Zustand (so dass die Tentakel nach innen liegen und man sie verschieden durchschnitten sieht), nahezu senkrecht zur Hauptaxe. Zeichnung mit der Camera. Vergrösserung 20 fach.

Fig. 5. Ein in der vorigen Figur mit einem * bezeichnetes Stück desselben Präparates 70 fach vergrössert.

Fig. 6. Theil eines Radialschliffes von Mussa? in doppelter Grösse.

Fig. 7. Querschliff durch den unteren Theil von Clavularia ochracea. Vergrösserung 100 fach.

---

[1]) Zur leichteren Uebersicht ist in den schematischen Figuren 1—3 die Anzahl der Scheidewände und damit auch der Sternleisten auf zwölf verringert; aus demselben Grunde ist auch der Raum zwischen Wand und Mauer zu breit gezeichnet.

Digitized by Google

Zur Lehre von den Umbildungen der Nervenplexus.

Von

Max Fürbringer,
Professor in Heidelberg.

Mit Tafel XXI u. XXII.

In vor längerer Zeit begonnenen Untersuchungen über die vergleichende Anatomie der Schultermuskeln [1]) hatte ich dem Verhalten der diese Muskeln versorgenden Nerven, insbesondere des Plexus brachialis und seiner Zweige, eine wesentliche und zugleich unerlässliche Bedeutung zur Bestimmung der Homologien dieser Muskeln zuertheilt.

Ausgehend von dem Satze, dass Muskelfaser und die mit ihr zusammenhängende Nervenfaser ein einheitliches Organ bilden, wobei die erstere gewissermassen den Endapparat desselben darstellt, kam ich mit nothwendiger Consequenz zu der allgemeinen Forderung, dass überhaupt bei der Vergleichung der Muskeln nicht die Muskeln für sich allein, sondern zugleich auch die sie innervirenden Nerven berücksichtigt werden müssen. Eine vergleichende Myologie, die sich lediglich mit der Vergleichung der Muskeln allein begnügt, vergleicht nur Stücke eines Organs, ist also eine unzureichende; sie ist aber zugleich auch der Gefahr ausgesetzt, falsche Homologien aufzustellen, da es Muskeln (z. B. den Coraco-radialis proprius der

[1]) Zur vergleichenden Anatomie der Schultermuskeln. I. Theil (Urodelen und Anuren). Jenaische Zeitschrift f. Naturwissensch. VII. 1873. p. 237 f. — II. Theil (Anuren und Chelonier). Jen. Zeitschr. f. Nat. VIII. 1874. pag. 175 f. — III. Theil (Saurier und Crocodile). Morphologisches Jahrbuch I. 1875. pag. 636 f.

Digitized by Google

Amphibien und Biceps der amnioten Wirbelthiere) gibt, die nach Ursprung, Insertion und sonstigen Lagerungsbeziehungen Uebereinstimmung darbieten, aber von ganz verschiedenen Nerven versorgt werden und sich demnach als nicht homolog erweisen.

Ergab sich somit die Berücksichtigung des Nervensystems als ein nothwendiger Factor einer methodischen Vergleichung der Muskeln, so hatte sie zugleich einen weiteren grossen Vortheil. Die den äusseren und inneren Anpassungsbedingungen in hohem Grade ausgesetzten und zugleich in ihrem morphologischen Verhalten die mannigfaltigsten Correlationen darbietenden Muskeln können bei verschiedenen Thieren eine so verschiedenartige und weitgehende Neubildung des Ursprungs, der Insertion und der sonstigen räumlichen Verhältnisse erleiden, dass es oft sehr erschwert und mitunter unmöglich gemacht wird, mit der bisherigen Methodik die Homologien zu erkennen. Die Nerven dagegen werden, weil sie den erwähnten Einwirkungen nicht so sichtbar ausgesetzt sind und überhaupt einfachere morphologische Beziehungen darbieten, auch bei einer sehr differenten Umbildung ihrer Endorgane, der Muskeln, eine geringere Variabilität zeigen und damit zugleich die Vergleichung der von ihnen versorgten Muskeln ermöglichen resp. wesentlich erleichtern. Insofern sich in ihnen die geringgradigeren mehr secundären Veränderungen der Muskeln für die gewöhnliche Untersuchung kaum sichtbar abspielen, wahren sie zugleich die ursprünglicheren Beziehungen: sie erscheinen somit als das conservativere Element des motorischen Apparates und sind damit zugleich vor Allem geeignet, die Verwandtschaftsverhältnisse und die Phylogenie der Muskeln und Muskelgruppen zu erschliessen.

Liess sich sonach im Allgemeinen eine relativ sehr geringe Variabilität der Plexus brachialis behaupten, so galt dies insbesondere für die von dem Plexus abgehenden Nerven, die namentlich in einer bestimmten schichtenweisen Anordnung (als Nn. thoracici superiores, brachiales superiores, brachiales inferiores und thoracici inferiores), wie in bestimmten räumlichen Beziehungen zu gewissen Rumpfmuskelgruppen sowie zum Schultergürtel immer eine auffallende Constanz wahrten, mochten die von ihnen innervirten Muskeln auch noch so verschiedene Differenzirungen aufweisen. Indessen wurden auch hierbei variable Verhältnisse gefunden, die sich theils in einer früheren oder späteren Theilung dieser Nerven resp. einer abnormen Anastomosenbildung, theils in einer variabeln Lage zu einzelnen Schultermuskeln offenbarten. Die genauere Untersuchung zeigte je-

Digitized by Google

doch, dass dieselben lediglich entweder durch eine ungleiche Vertheilung der Neuroglia resp. des perineuralen Bindegewebes oder durch eine verschiedenartige Differenzirung der bezüglichen Muskeln bedingt wurden, nicht aber auf Variirungen der Nervenfasern beruhten. Sie konnten daher von vorn herein als unwesentlich bezeichnet werden.

Eine grössere Constanz, wenigstens bei den zunächst untersuchten Thieren, boten die Austrittsstellen der den Plexus zusammensetzenden Wurzeln und somit die Beziehungen der Nerven zu ihrem Centrum dar. Doch fanden sich auch hier gewisse, wenn schon nicht sehr auffallende Variirungen, die indessen, weil nicht auf unwesentliche Momente zurückführbar, eine besondere Beachtung erforderten. Ich suchte dieselben damals durch die Annahme einer schwankenden Zahl der Wirbel zu erklären, ohne weiter auf die bezügliche Frage einzugehen [1]).

Im weiteren Verlaufe der Untersuchung [2]) gewann diese Variabilität der Wurzeln des Plexus eine erhöhte Bedeutung. Der Plexus brachialis der Chelonier zeigte allerdings eine sehr grosse Aehnlichkeit mit dem der Urodelen, auch hinsichtlich der Zahl der ihn zusammensetzenden Wurzeln, er war aber im Vergleiche zu diesem um vier Wirbel weiter distalwärts gelagert. Diese Differenz konnte auf zweierlei Weise erklärt werden: entweder man statuirte eine Constanz des Plexus und nahm an, dass vor ihm vier Körpersegmente eingeschaltet worden seien, oder man betonte eine unveränderliche Zusammensetzung der Wirbelsäule und erklärte die mehr distale Lage des Plexus durch eine Rückwärtswanderung und dem entsprechende Umbildung desselben. Ich entschied mich damals für den ersteren Modus der Erklärung. Selbstverständlich verkannte ich keineswegs die Schwierigkeiten, mit denen diese Anschauung zu kämpfen hatte, und namentlich musste ich jedwede Thatsache, die über die Art und Weise dieser (zunächst nur problematischen) Einschiebung von Wirbeln hätte Auskunft geben können, schwer vermissen [3]). Allein die sonstige auffallende Uebereinstimmung der

---

[1]) Vergl. Jenaische Zeitschr. VII. 1873. pag. 240. Dort betonte ich zugleich, dass in diesen Fällen die Homologisirung der Intervertebrallöcher und Wirbel a priori unmöglich gemacht werde und dass es nur unter Berücksichtigung der nach ihrem Verlaufe leicht bestimmbaren Nerven gelinge, die directe Homologie der Wirbel zu präcisiren.

[2]) Jenaische Zeitschr. VIII. 1874. pag. 230 f.

[3]) a. a. O. pag. 230. Anm. 2.

Digitized by Google

Plexus brachialis, mochten sie in ihrer mehr proximalen oder mehr distalen Lage noch so sehr auseinandergehen, ferner der Umstand, dass für eine Verschiebung der vorderen Extremität und eine dadurch bedingte Verschiebung und Umbildung des Plexus brachialis kein Befund der Untersuchung bei den bezüglichen Thieren sprach, dass hingegen manche Verhältnisse der übrigen Weichtheile durch die Annahme einer Einschiebung von Halswirbeln sich erklären liessen, — alles das veranlasste mich, für die Constanz des Plexus brachialis und die Veränderlichkeit des vor demselben gelegenen Abschnittes der Wirbelsäule, also für die Einschaltung von Halswirbeln einzutreten.

Ein Jahr später erschienen ROSENBERG's bahnbrechende Untersuchungen über die Wirbelsäule[1]. Durch dieselben wurde, abgesehen von anderen der berührten Frage ferner liegenden Ergebnissen, der positive Nachweis geliefert, dass das menschliche Os ilei während seiner ontogenetischen Entwicklung sich längs der Wirbelsäule nach vorn verschiebt und hierbei einen wesentlichen Einfluss auf die Umformung der letzteren ausübt, dass aber von dem Zeitpunkte ab, wo die Sacrumbildung sich einleitet, eine Elimination eines Wirbels aus der Reihe der Wirbel nicht statthat. ROSENBERG verglich dieses Ergebniss der ontogenetischen Untersuchung mit den entsprechenden Verhältnissen bei den übrigen Primaten und erhielt zu der ontogenetischen eine vergleichend-anatomische Parallele, indem bei den tiefer stehenden Primaten eine mehr distale Anheftung des Beckens, bei den höher stehenden eine mehr proximale zur Beobachtung kam. Damit verband er eine Untersuchung des Plexus sacralis der bezüglichen Thiere[2] und fand nicht, wie bei der Continuität der Wirbelsäule zu erwarten stand, eine nach den Wirbelzahlen constante Lage desselben, sondern im Gegentheil je nach der mehr distalen oder proximalen Sacrumbildung eine mehr distale oder proximale Lagerung, derart, dass bei allen die Wurzeln des Plexus die gleichen Beziehungen zu den sacralen Wirbeln besassen. Diese Uebereinstimmung erschien allerdings geeignet, die Ueberzeugung zu erwecken, die Nerven und die betreffenden Wirbel seien complete Homologa und die differente Stellung in der Reihe, die in gleicher Weise für die Wirbel und die Nerven besteht, sei dadurch zu Stande

[1] E. ROSENBERG, Ueber die Entwicklung der Wirbelsäule und das Centrale carpi des Menschen. Dieses Jahrbuch I. 1875. pag. 83 f. Taf. III—V.

[2] Vergleiche die p. 147 f. gegebenen Ausführungen, von denen der obige Text einen kurzen Auszug gibt.

Digitized by Google

gekommen, dass aus dem proximalen Theile der Lumbalregion eine Anzahl von Wirbeln eliminirt sei und dass die betreffenden Spinalnerven sich gleich angeschlossen hätten. Da jedoch keine Thatsache bekannt ist, die für eine solche Elimination präsacraler Wirbel spricht, im Gegentheil beim Menschen der sichere Nachweis erbracht wurde, dass die Anzahl der Wirbel sich nur von hinten her verringert, in der Reihe aber immer dieselbe bleibt: so besitzt der obige Deutungsversuch nicht die geringste Wahrscheinlichkeit und es wird die verschiedene seriale Anordnung der Plexus sacrales nur dadurch zu erklären sein, dass mit der Wanderung des Beckens nach vorn successive hintere Nerven aus dem Plexus ausgeschieden sind, während in gleicher Weise vordere Nerven in ihn aufgenommen wurden. Bei solcher Umformung wäre die gleiche Anordnung der Plexusbestandtheile als völlig nebensächliche Erscheinung zu betrachten und die betreffenden peripheren Nerven wären, je weiter die Umformung des Plexus gediehen, um so mehr als incomplete Homologa anzusehen. Der Nachweis einer solchen Umformung des Plexus wäre zu weiterer Bestätigung der Angaben über die Umformung der Wirbelsäule zu postuliren und dürfte auch geliefert werden können.

Auf die von mir behandelte Frage mussten diese Untersuchungen vom weitreichendsten Einflusse sein. Durch den direct für das Becken und mittelbar für den Plexus sacralis gelieferten Nachweis einer Verschiebung resp. Umformung bei constant verbleibender Wirbelreihe war es zum mindesten sehr wahrscheinlich gemacht, einerseits, dass ähnliche Verschiebungen längs der Wirbelsäule und dadurch bedingte Umbildungen der Wirbel und Nerven auch an anderen Regionen des Körpers vor sich gehen könnten, andererseits, dass nicht bloss bei den Primaten eine Constanz und Continuität der Wirbelreihe bestehe, sondern dass auch bei den andern Vertebraten die Annahme einer Aus- oder Einschaltung von Wirbeln inmitten der Reihe ausgeschlossen sei. Inzwischen war auch Solger's, von der Rosenberg's ganz unabhängige, Abhandlung »Zur Anatomie der Faulthiere«[1]) erschienen, in der dieser Autor die Homologie der 22 ersten Wirbel von Choloepus und Bradypus vertrat und das verschiedene seriale Verhalten der Plexus brachiales Beider durch die Annahme von allerdings nicht näher nachgewiesenen Umformungsvorgängen (mit Hülfe von Intercostalansen) zu erklären versuchte.

Angesichts der überzeugenden Kraft von Rosenberg's Unter-

[1]) Dieses Jahrbuch I. 1875. pag. 199 f. Taf. VI.

Digitized by Google

suchungen stand ich nicht an, meine früher aufgestellte Ansicht von der Constanz der Plexus und der Einschaltung resp. Ausschaltung vor den Plexus gelegener Wirbel fallen zu lassen und die Consequenzen aus den ROSENBERG'schen Anschauungen auch für das von mir bearbeitete Gebiet zu ziehen. Ich entschied mich sonach für eine Constanz der Wirbelreihe und für eine Verschiebung und Umformung des Plexus brachialis, die im vorliegenden Falle vorwiegend in distaler Richtung erfolgt sein musste. Diese Entscheidung war zunächst lediglich deductiver Natur; indessen gewann ich durch um diese Zeit angestellte und veröffentlichte Untersuchungen über den Plexus brachialis der Saurier und Crocodile[1]) ein, wenn auch nicht reiches, doch einigermassen ausreichendes Material zum inductiven Beweise.

Hatten mir früher die Plexus brachiales der Chelonier, vielleicht auch nur weil ich wenige Vertreter derselben untersucht, abgesehen von der mehr distalen Lagerung eine recht grosse Aehnlichkeit unter einander und mit denen der Urodelen dargeboten, so zeigten die Plexus brachiales der untersuchten Saurier und Crocodile nicht allein in ihrer Lage, sondern auch in der Zahl der sie zusammensetzenden Wurzeln mancherlei und z. Th. sehr weitgehende Abweichungen von einander und von denen der übrigen Reptilien und Amphibien[2]).

---

[1]) Dieses Jahrbuch I. 1875 pag. 648—687. Taf. XXIII.

[2]) Die Plexus brachiales der folgenden untersuchten Amphibien und Reptilien setzten sich aus folgenden Nerven zusammen:

Proteus anguineus	—	—	3	4	5	—	—	—	—	—	—
Salamandra maculata . . .	—	2	3	4	5	—	—	—	—	—	—
Siredon pisciformis	—	2	3	4	5	—	—	—	—	—	—
Cryptobranchus japonicus . .	—	2	3	4	5	6	—	—	—	—	—
Meiste untersuchte Anuren (ausser Pipa americana) .	—	2	3	4	—	—	—	—	—	—	—
oder			3	4							
Trionyx japonicus	—	—	—	—	—	6	7	8	—	—	—
Emys europaea u. serrata .	—	—	—	—	—	6	7	8	9	—	—
Testudo tesselata	—	—	—	—	—	6	7	8	9	—	—
Platydactylus aegyptiacus .	—	—	—	—	5	6	7	8	9	—	—
Trachysaurus rugosus . . .	—	—	—	—	—	6	7	8	9	—	—
Lacerta ocellata	—	—	—	—	—	6	7	8	9	—	—
Uromastix spinipes	—	—	—	—	—	6	7	8	9	—	—
Phrynosoma cornutum . . .	—	—	—	—	—	6	7	8	9	—	—
Varanus niloticus	—	—	—	—	—	—	7	8	9	10	—
Pseudopus Pallasii	—	—	—	4	5	6	—	—	—	—	—
Chamaeleo vulgaris	—	—	3	4	5	6	7	—	—	—	—
Crocodilus acutus	—	—	—	—	—	—	7	8	9	10	11

Digitized by Google

In Folge dieser Befunde wurden auch manche, bereits früher beobachtete und beschriebene, aber nicht genugsam hervorgehobene oder nicht richtig gedeutete[1]) Variirungen in ihrer wahren Bedeutung erkannt. — Diese hochgradigen Variirungen durch die Annahme einer Einschaltung und Ausschaltung von theils vor, theils im Bereiche der Plexus gelegenen Wirbeln erklären zu wollen, hätte die Hypothese einer ganz ausserordentlichen serialen Variabilität oder Incontinuität der Wirbelsäule nöthig gemacht, eine Hypothese, die indessen keinen einzigen inneren Grund für sich hatte, zudem aber durch keine einzige Thatsache der Untersuchung gestützt war. Wer unbefangen den Thatsachen Rechnung trug, musste sehen, dass es sich hier um Variirungen handelte, die sich innerhalb des Nervensystems resp. des Bereiches der Plexus abspielten, dass hingegen die Wirbelsäule an sich, trotz aller Formveränderungen ihrer einzelnen Wirbel, ihre seriale Constanz und Continuität wahrte und nur dem, der die Variabilität der Plexus nicht erkannte, variabel erscheinen konnte. Ich erblickte somit in diesen Befunden eine Bestätigung dessen, was ROSENBERG für die Region des Beckens zuerst ausgesprochen, und entschied mich für eine active Rückwärtswanderung des Brustgürtels längs der Wirbelsäule, durch welche secundär der zwischen Brustgürtel und Wirbelsäule erstreckte Plexus brachialis in Mitleidenschaft gezogen werde. Für diese Betheiligung der Nerven war ein zweifacher Modus zu statuiren. Entweder die den Brustgürtel und seine Weichtheile versorgenden Nerven bleiben dieselben und werden blos mit ihren peripheren Enden nach hinten gezogen resp. gerichtet (blosse Richtungsveränderung der Nerven), oder, und das ist der gewöhnliche Fall, die mehr proximalen Elemente (Wurzeln) scheiden successive durch Verkümmerung aus den Plexus aus, während gleichzeitig neugebildete distale Elemente successive in ihn eingehen (metamerische Umbildung der Plexus). Von dem Grade

---

Danach war zu constatiren:

1. Eine Schwankung der Lage des gesammten Plexus, die bis zu einer Maximaldifferenz von 5 Wirbeln (mit den Extremen der Anuren und Crocodile) steigen kann.

2. Eine Variirung der Zahl der Wurzeln der Plexus, die bald zu 3 resp. 2), bald zu 4, bald zu 5 vorhanden sein können.

[1]) Dies galt namentlich auch für meinen früheren Versuch (vergl. Jenaische Zeitschrift VII pag. 287 Anm. 1), die Differenz der Anzahl der Wurzeln des Plexus bei Urodelen und Anuren durch einen bei letzteren möglicherweise erfolgten Ausfall eines im Bereiche des Plexus gelegenen Wirbels zu erklären.

Digitized by Google

und dem gegenseitigen Verhalten dieser successiven Reductionen und Neubildungen hängt die Lage der Plexus und die Zahl ihrer Wurzeln ab: überwiegt der erstere Process, so wird die Zahl der Wurzeln des Plexus eine beschränktere werden, überwiegt der letztere, so wird er eine Zunahme der den Plexus zusammensetzenden Nerven bedingen; je ausgiebiger ferner gleichzeitig beide Processe vor sich gehen, um so mehr werden die Plexus nach hinten rücken. Dass hierbei, trotz der so mannigfach auftretenden Variirungen der Wurzeln, die peripherische Anordnung des Plexus, insbesondere das Verhalten der aus ihm hervorgehenden Aeste im Wesentlichen dasselbe bleibt, erklärt sich aus der Gleichheit der Form und Function der von diesen versorgten Weichtheile, wie das auch schon von SOLGER für den Plexus brachialis der Faulthiere betont worden ist.

War somit das Endresultat dieser metamerischen Umbildungen leicht zu beobachten, so gelang es bisher nicht, diesen Vorgang in seinen einzelnen Phasen bei dem Individuum zu verfolgen; ferner aber war es das speciellere histologische Verhalten des Neubildungsprocesses, das sich der Beobachtung entzog und zudem, wenigstens hinsichtlich der motorischen Elemente, nicht leicht zu erklären war[1]). Dass es sich bei der Neubildung dieser motorischen Nervenelemente zugleich auch um eine Neubildung ihrer Endorgane d. h. der Muskelfasern handeln werde, war unschwer aus der Zusammengehörigkeit von Nerven- und Muskelfasern zu folgern[2]), auch war dieser Neubildungsprocess für die Muskelelemente und die in den alten Bahnen, d. h. in nächster Nachbarschaft zu den alten Nervenfasern verlaufenden Nervenelemente leicht zu denken.

---

[1]) In einer Anmerkung (Anm. 1 pag. 684 f.) stellte ich eine Anzahl von Erklärungsversuchen, wie sie sich bei einigem Nachdenken über diesen Process darboten, zusammen und bemühte mich hierbei, die wahrscheinlicheren vor den weniger wahrscheinlichen hervorzuheben. Selbstverständlich war ich mir damit bewusst, viel mehr Fragen für die künftige Lösung als Lösungen selbst aufgestellt zu haben.

[2]) Diese Folgerung dürfte auch durch die neuesten Angaben über die Entstehung der motorischen Nervenfasern nicht beeinträchtigt werden, namentlich insofern, wie mir scheint, auch diese den überzeugenden Beweis für eine primäre gesonderte Neubildung von Nerven- und Muskelfaser und eine secundäre Verbindung beider nicht erbracht haben. Die jetzt bei embryologischen Untersuchungen an Vertebraten fast ausschliesslich geübte Schnittmethode und die Anwendung stark aufhellender Reagentien erscheint mir nicht gerade geeignet, um über den Verlauf und die wirkliche Endigung der Nervenfasern, sowie über das Verhalten der mannigfachen zarten Verbindungen zwischen den einzelnen Gewebselementen definitiv zu entscheiden.

Digitized by Google

Offene Frage hingegen und wohl nur lösbar für eine sehr mühselige histogenetische Untersuchung musste die Entstehung der in neuen Bahnen verlaufenden, d. h. von distaleren Intervertebrallöchern ausgehenden Nervenfasern bleiben, wobei auch die Beziehungen zu dem Centralorgane noch ihrer Aufhellung harrten.

Mit der Annahme der aus ROSENBERG's Theorie sich ergebenden Consequenzen war selbstverständlich die Vergleichung der Muskeln, im Speciellen die der Schultermuskeln, in ein neues verändertes Stadium getreten. Während nach den früheren Anschauungen die motorischen Nerven als vollständige Homologa erachtet wurden und demnach die von ihnen versorgten Muskeln auch als homolog angesehen werden mussten, konnte es sich nach den jetzigen Nachweisen nur soweit um Homologien handeln, als aus den gleichen (gleichgezählten) Intervertebrallöchern stammende Nervenfasern die gleichen Muskeln innervirten. In allen übrigen Fällen, wo in Folge der verschiedengradigen metamerischen Umbildung die Nerven bald von proximaleren, bald von distaleren Intervertebrallöchern ausgingen, war eine directe, complete Homologie der von ihnen innervirten Muskeln auszuschliessen; die Vergleichung konnte hier nur reden von incompleten Homologien der Muskeln, und zwar von Homodynamien, die aber wegen der mehr oder minder vollständigen morphologischen Nachahmung zu den mehr proximalen oder mehr distalen Bildungen in einem engeren Verhältnisse der Homodynamie stehen, das ich als imitatorische Homodynamie oder Parhomologie bezeichnete. Die Bedeutsamkeit der Nerven für die Bestimmung der Muskelhomologien resp. Muskel-Parhomologien wurde dadurch in keiner Weise geschwächt: dass die Nerven trotz aller Variirungen ihrer Wurzeln in ihrem sonstigen Verlaufe und ihrem Verhalten zu den von ihnen innervirten Muskeln sich im Wesentlichen durchaus constant verhielten, sprach deutlich genug für die innige Zusammengehörigkeit Beider.

Damit beschloss ich damals die kurze Besprechung dieser Frage, indem ich mir zugleich vorbehielt sie später eingehender zu behandeln. Seitdem ist sie mir nicht aus den Augen gekommen; es schien mir indessen zweckmässig, erst dann ausführlich und im Zusammenhange über sie zu handeln, wenn mit dem Abschlusse meiner (mehrfach unterbrochenen) Untersuchungen über die Schultermuskeln und ihre Nerven mir ein ausgedehnteres empirisches Material zur Vergleichung vorliege und eine abschliessende Behandlung der ganzen Frage möglich mache.

Digitized by Google

Eine kürzlich erschienene, sehr umfangreiche Abhandlung von H. v. IHERING [1], welche dieselbe Frage auf weit ausgedehntem Gebiete behandelt, veranlasst mich, meinem Entschlusse untreu zu werden und früher, als ich ursprünglich beabsichtigt, einzelne inzwischen erhaltene Befunde mitzutheilen, welche auf einige in dieser Abhandlung aufgestellte Behauptungen resp. Forderungen Antwort zu geben bestimmt sind.

IHERING hat die dankenswerthe Arbeit unternommen, eine grosse Anzahl von Plexus brachiales und lumbosacrales hauptsächlich auf das Verhalten ihrer Wurzeln zu untersuchen, und ist auf Grund dieser Untersuchungen zu Folgerungen gekommen, die den von ROSENBERG, SOLGER und mir zuletzt vertretenen Anschauungen direct entgegenstehen, dagegen einige Aehnlichkeit mit den von mir früher aufgestellten, dann aber als irrthümlich verlassenen Ansichten darbieten.

Das Hauptresultat seiner Untersuchungen findet Verfasser in der Erkenntniss, dass die Zahl der Segmente einer Region variiren kann, ohne dass dadurch die anderen Regionen beeinflusst werden; ihm ist sonach die Wirbelsäule resp. die Reihe der Körpersegmente kein constantes Continuum, sondern eine wechselnde Association von Metameren, welche an den verschiedensten Stellen durch Einschaltungen und Ausschaltungen von Segmenten Variirungen darbieten kann, Variirungen, durch die secundär auch die zwischen den Wirbeln austretenden Nerven beeinflusst werden. Diese Ein- und Ausschaltungen sind indessen nicht so zu verstehen, als ob zwischen zwei schon ausgebildeten Segmenten ein neues entstehe (Interpolation) oder als ob aus einer schon fertigen Reihe eines durch complete Reduction eliminirt werde (Expolation); denn solche Vorgänge, wenn sie wirklich bei Wirbelthieren stattfänden, würden zu beobachten sein, was aber noch nie geschehen. Es ist vielmehr festzuhalten, dass es sich hinsichtlich derselben darum handelt, dass zwischen zwei gut charakterisirten Wirbeln bei einem Individuum mehr oder weniger Segmente zur Anlage kommen als bei anderen; dieser als Intercalation und Excalation zu bezeichnende Vorgang ist ebenfalls durch die ontogenetische Untersuchung nicht nachgewiesen und kann auch gar

---

[1] H. VON IHERING, Das peripherische Nervensystem der Wirbelthiere. Als Grundlage für die Kenntniss der Regionenbildung der Wirbelsäule. Leipzig 1878.

Digitized by Google

nicht auf diesem Wege nachgewiesen werden, da er auf die Vergleichung verschiedener Individuen begründet ist.

Je nach dem Orte nun, an welchem eine solche Intercalation oder Excalation von Segmenten statthat, wird sie ihren Einfluss auf die Lage oder auf die Zahl der Wurzeln der Plexus ausüben: findet sie vor dem Plexus statt, so wird derselbe, je nachdem es sich um eine Intercalation oder Excalation handelt, eine mehr distale oder mehr proximale Lage einnehmen; fällt sie in den Bereich des Plexus, so wird derselbe in Folge der Intercalation oder Excalation eine vermehrte oder verminderte Zahl seiner Wurzeln darbieten. Beide Modi werden somit als die bestimmenden Factoren der Variirungen der Plexus anzusehen sein, während die Hypothese von den Umbildungen der Plexus durch die thatsächlichen Verhältnisse keinerlei Stütze findet. Mit dieser Erkenntniss wird zugleich die Bestimmung der Wirbel- und Nervenhomologa leicht und mit voller Sicherheit erfolgen können.

Indessen gibt es eine Anzahl von Variirungen der Plexus, die sich durch Intercalationen und Excalationen der Segmente nicht erklären lassen. Dies sind die Fälle, wo die Verhältnisse der Plexus abändern, ohne dass die typische Zusammensetzung der Wirbelsäule alterirt würde? und dazu gehören namentlich die Vorkommnisse, wo die Plexus rechts und links eine verschiedene Zusammensetzung zeigen. Für diese Fälle ist ebenfalls die Annahme der Umbildungen der Plexus auszuschliessen; thatsächlich handelt es sich hier vielmehr um Ein- und Ausschaltungen nicht von ganzen Segmenten, sondern nur von ganzen Spinalnerven, wodurch bei gleichbleibender Gliederung der Wirbelsäule der Plexus entweder in distaler oder proximaler Richtung verschoben wird oder eine Zunahme oder Abnahme seiner Wurzeln erfährt. Diese Intercalationen und Excalationen von Spinalnerven allein bedingen an den bezüglichen Stellen und darüber hinaus eine vollständige Verschiebung des Nervensystems gegen die Wirbelsäule, derart, dass die homologen Spinalnerven bald proximal bald distal von den homologen Wirbeln austreten, und führen zu der Annahme, dass beide Theile einen hohen Grad von Selbständigkeit besitzen, unabhängig von einander variiren können und daher auch (wie dies ebenfalls durch die neueren ontogenetischen Untersuchungen bewiesen ist) unabhängig von einander entstehen müssen. Diese Annahme, falls ich den Verfasser richtig verstehe, wird auch gestützt durch Befunde bei niederen Wirbelthieren, wo an gewissen Stellen des Körpers in grösserer oder

Digitized by Google

geringerer Ausdehnung auf je ein Körpersegment mit je einem Spinalnerven und Myocomma je zwei Wirbel kommen[1].

Dies die hauptsächlichsten allgemeineren Ergebnisse, zu denen IHERING auf Grund seiner Untersuchungen und Deutungen gelangt ist.

Selbstverständlich habe ich IHERING's Arbeit mein ganzes Interesse zugewendet, bin aber nach Lectüre derselben nicht im Stande, die allgemeineren Folgerungen, für die sie plaidirt, zu den meinigen zu machen. Eine erneute Prüfung der von mir bisher vertretenen und jetzt von IHERING bekämpften Anschauungen bestärkt mich vielmehr, dieselben in ihrem ganzen wesentlichen Umfange nach wie vor festzuhalten. Wenn ich somit lebhaft bedaure, dass danach der von IHERING inaugurirte Gegensatz unserer beiderseitigen Auffassungen sich sogar noch zuschärft, so hoffe ich doch, dass die folgenden Auseinandersetzungen einiges dazu beitragen mögen, schliesslich zu einer genaueren Erkenntniss der in Frage stehenden Vorgänge und damit zu einer Versöhnung unserer widerstreitenden Stellung zu führen.

Es ist nun keineswegs jetzt meine Absicht, die von IHERING vertretenen Anschauungen ausführlicher zu besprechen; einerseits fehlt mir dazu zur Zeit das genügende empirische, IHERING's Untersuchungen vervollständigende Material, andererseits halte ich im vorliegenden Falle eine derartige Besprechung für eine Arbeit, deren Ergebnisse zu der aufgewendeten Mühe in keinem richtigen Verhältnisse stehen würden. Nur einige allgemeinere Ausführungen möchte ich jetzt folgen lassen und an einem specielleren Beispiele die

---

[1]) Der Verfasser bezeichnet solche Segmente als dispondyle und theilt im Anschlusse an die bekannten Beobachtungen J. MÜLLER's, KÖLLIKER's und GÖTTE's bei Cyclostomen und Selachiern seine eigenen bezüglichen Untersuchungen an Petromyzon, Acanthias, Scyllium, Accipenser und Amia mit; letztere soll der höchststehende Vertreter der mit dispondylen Segmenten versehenen Wirbelthiere sein. Diese Angabe erleidet eine Aenderung, indem HYRTL bereits vor 25 Jahren (Ueber normale Quertheilung der Saurierwirbel. Sitzungsberichte der Wiener Akad. Math.-naturw. Cl. 1853. X. pag. 185 f.) nicht allein schon bei Amia calva, sondern auch bei einer grossen Anzahl von Sauriern gedoppelte Schwanzwirbel beschrieben hat. Die bezüglichen Verhältnisse der Schwanzwirbel von Amia calva sind übrigens noch früher von H. FRANQUE Afferuntur nonnulla ad Amiam calvam accuratius cognoscendam. Diss. inaug. Berolini 1847 pag. 6 Fig. 2) beschrieben worden und werden auch von STANNIUS Zootomie der Fische. Berlin 1854 pag. 21) angeführt. — Auch vom Stör erwähnt J. MÜLLER (vergl. Anat. d. Myxinoiden. I. Abh. d. Berl. Akad. 1834 pag. 155) Ossa intercalaria corporum vertebralium.

Digitized by Google

Berechtigung der einerseits von IHERING, andererseits von ROSENBERG, SOLGER und mir vertretenen Anschauungen prüfen.

Angesichts der beiden sich einander gegenüberstehenden Anschauungen wird es sich behufs der Entscheidung, welche von ihnen die rechte sei, vornehmlich um die Beantwortung folgender zwei Fragen handeln:

1) Ist die Einschaltung und Ausschaltung von Segmenten oder von ganzen Spinalnerven Thatsache, wie dies IHERING betont, und besitzt dieser Modus der Variirungen überhaupt Wahrscheinlichkeiten?

2) Hat IHERING Recht, wenn er behauptet, dass die eine Umbildung der Plexus statuirende Anschauung lediglich auf hypothetischen Annahmen beruhe, aber nicht durch die thatsächlichen Verhältnisse gestützt werde?

Ich wende mich zur ersten Frage. Eine Ein- und Ausschaltung von Wirbeln resp. Segmenten in der bereits angelegten Wirbelsäule ist bekanntlich niemals beobachtet worden; nach dem Stande unserer bisherigen Erfahrungen hat sich die Wirbelsäule von ihrem ersten Auftreten an als eine continuirliche Reihe erwiesen, die allerdings an ihrem distalen Ende Glieder durch Reduction verlieren kann, niemals aber innerhalb der Reihe einen Zuwachs oder eine Abnahme von Elementen erleidet. IHERING erkennt diese Thatsache an, indem er selbst die Existenz der von ihm als Interpolation und Expolation bezeichneten Vorgänge bei den Wirbelthieren läugnet. Dagegen führt er die Begriffe der Intercalation und Excalation ein, hinsichtlich deren es sich für ihn darum handelt, dass bereits embryonal in einer bestimmten Region ein Segment mehr oder weniger angelegt ist als normal, woraus folgt, dass die Processe der Inter- und Excalation nicht ontogenetisch nachgewiesen, sondern lediglich durch die Vergleichung der Individuen begründet werden können.

Es fragt sich, ob mit dieser Auffassung viel gewonnen ist. Auch ich gehöre nicht zu denen, die für jeden morphologischen Vorgang eine Demonstratio ad oculos durch die ontogenetische Untersuchung verlangen; es gibt meiner Ansicht nach manche Dinge, die wenig Aussicht haben, in dieser Weise mit Messer und Mikroskop bewiesen zu werden, und zudem erscheint mir die rein descriptive Embryologie — ganz abgesehen davon, dass sie für sich allein eine wirkliche Erklärung der morphologischen Vorgänge nicht gibt — als eine Quelle der Erkenntniss, aus der nicht Jeder Wahrheit getrunken hat und die darum mit grosser Vorsicht zu

Digitized by Google

geniessen ist. Ich kann somit bei vergleichend-anatomischen Problemen in gewissen Fällen den eigentlichen ontogenetischen Nachweis entbehren; ich kann aber, falls es mir um eine wirkliche Erklärung im Sinne der Descendenztheorie zu thun ist, nicht auf die Frage nach der allerersten d. h. der phylogenetischen Entstehung und nach der verwandtschaftlichen Abstammung verzichten. Wie kommt es, dass (nach der IHERING'schen Anschauung) das eine Individuum Intercalationen, das andere Excalationen, die übrigen endlich das darbieten, was IHERING normales Verhalten nennt? Darauf kann es zweierlei Antwort geben: entweder ist die Anzahl der Segmente überhaupt von vorn herein eine wechselnde, derart, dass bei jeder ontogenetischen Entwicklung der einzelnen Individuen die Urwirbelplatten in gewissen Fällen in verschieden viele Segmente zerfallen können, oder die Intercalationen und Excalationen der Segmente resp. Wirbel sind aufzufassen als Vererbungen bereits von den Vorfahren erworbener Variirungen der Wirbelsäule, die indessen — wegen der ontogenetischen Verkürzung und der bereits bei den Vorfahren eingetretenen Fixirung dieser ursprünglichen Veränderungen — während der ontogenetischen Entwicklung nicht mehr nachzuweisen sind. Der, welcher sich für die Antwort im ersten Sinne entscheidet, statuirt eine jedesmalige Neubildung resp. Urzeugung der Segmente und zeigt damit, dass er nicht auf dem Boden der Descendenztheorie steht; für diesen wird es sich somit um irgendwelche, bei den verschiedenen Individuen in verschiedener Weise stattfindende aber noch ganz problematische Einwirkungen auf den Embryo handeln, während sich zugleich für ihn die vergleichende Anatomie in eine Ansammlung von nur äusserlich zusammenhängenden Einzelnheiten auflöst. Wer aber die Antwort im zweiten Sinne vertritt, der besagt damit, dass er mit den Begriffen der Inter- und Excalation eine präcise Lösung der bezüglichen Aufgabe nicht verbindet, sondern nur eine Verschiebung resp. Umschreibung derselben; für diesen bleibt noch fernerhin das Postulat, nachzuweisen, wie zum ersten Male phylogenetisch die vermeintlichen Variirungen der Wirbel resp. Segmente entstanden sind, und danach wird er sich zu entscheiden haben, ob er auf Grund von Thatsachen eine wirkliche Inter- und Excalation von Segmenten resp. Wirbeln oder eine durch ausserhalb der Wirbelsäule liegende Verhältnisse speciell durch Umbildung der Plexus und Wirbelanhänge bedingte scheinbare Variabilität der Wirbelsäule annehmen darf. In directer Weise würde

Digitized by Google

ein solcher Nachweis wegen des mangelhaften palaeontologischen Materials wohl kaum zu führen sein, aber durch den Vergleich mit noch jetzt sich vollziehenden Entwicklungsvorgängen würde ein indirecter Modus gefunden werden, der, soweit dies jetzt überhaupt noch möglich ist, zum Ziele führen könnte; — für diesen Fall liegt jedoch die Entscheidung ganz zu Ungunsten einer jemals stattgefundenen Inter- und Expolation, da analage Vorgänge bisher nicht einmal in Andeutungen bei irgend einem Wirbelthiere nachgewiesen worden sind[1].

Die von IHERING aufgestellten Begriffe der Inter- und Excalation erscheinen mir somit schon an sich nicht als der reine und erschöpfende Ausdruck der Thatsachen, sondern sie kommen entweder nur auf Hypothesen hinaus, die zu den Zielen der vergleichenden Morphologie in diametralem Gegensatze stehen, oder sie sind lediglich als Hülfsanschauungen aufzufassen, welche die wirklichen Vorgänge umschreiben, aber in ihrer Genese nicht scharf erfassen und insofern, als sie doch zu dem Postulate einer nachzuweisenden Inter- oder Expolation führen, keine Wahrscheinlichkeit besitzen.

Das Vorkommen von Ein- und Ausschaltungen von Segmenten, mag es sich nun hierbei um Inter- und Excalationen oder um Inter- und Expolationen handeln, ist sonach an sich weder direct erwiesen, noch überhaupt wahrscheinlich. Es könnte indessen indirect auf ein solches Vorkommen geschlossen werden, wenn für die Regionen, innerhalb deren diese Ein- und Ausschaltungen stattfinden sollen, fixe Anfangs- und Endpunkte nachgewiesen werden könnten. Würde z. B. der Beweis geführt, dass irgend ein bestimmter und genau definirter Wirbel oder Stamm des Plexus brachialis sich bei allen mit vorderen Extremitäten versehenen Thieren und unter allen Umständen als complet homolog erweist, so wäre es erlaubt, bei verschiedener Zahl der vor diesem genau definirten Wirbel oder Nervenstamme befindlichen Segmente eine Ein- oder Ausschaltung von Segmenten zu statuiren, auch wenn dieselbe noch nicht durch die directe Beobachtung einer Inter- oder Expolation gesichert wäre. Allein dieser Nachweis ist nirgends geliefert[2], noch ist irgendwo eine

[1] Einen Fall von Wirbelsprossung, der einem Interpolationsprocesse irgend wie ähnlich wäre, kennt nicht einmal die Teratologie, die doch sonst eine ausgiebige Reihe von Längstheilungen der Wirbelsäule und von mannigfachen Sprossungen an den Extremitäten aufweist.

[2] Gerade hinsichtlich des typischen Beispieles, von dem IHERING ausgeht, um seine Lehre von der Ein- und Ausschaltung der Wirbel in bestimmten Regionen mit vollkommener Sicherheit zu begründen, hinsichtlich der Halswirbel-

Digitized by Google

sichere Thatsache oder ein stichhaltiger Grund angeführt, die gegen die Umbildung der Plexus sprächen. IHERING betont allerdings zu wiederholten Malen, dass solche Umbildungen noch nirgends nachgewiesen seien, und erklärt, dass solchen Annahmen durch seine auf diesen Punkt gerichteten Untersuchungen der Boden entzogen sei. Mir scheint indessen, dass mit diesen Affirmationen allein die ganze eine Continuität der Wirbelsäule und Umbildungen des Plexus statuirende Theorie noch nicht beseitigt und eine constante Homologie gewisser Stämme in den Plexus noch nicht erwiesen worden ist.

Es dürfte somit auch der auf der vermeintlichen Constanz gewisser Nervenstämme basirende indirecte Nachweis für eine Ein- und Ausschaltung der Segmente erst noch zu liefern sein; bis dahin kann dieser Lehre nur eine hypothetische Geltung zukommen.

Aber selbst als hypothetische Hülfsanschauung erweist sie sich nicht als ausreichend, alle Variirungen der Nervenplexus zu erklären. Sehr häufig zeigen die Plexus eine wechselnde Zusammensetzung, während die Wirbelsäule nicht abändert, und nicht seltener ist ein ungleiches Verhalten der die Plexus zusammensetzenden Wurzeln auf beiden Seiten zu beobachten. Diese Fälle fügen sich nicht der Annahme einer Ein- und Ausschaltung der Segmente und führen IHERING dazu, eine weitere Hypothese, die der Ein- und Ausschaltung von ganzen Spinalnerven, aufzustellen. Mit dieser Hypothese wird statuirt, dass das in einem Körpersegmente befindliche Nervensegment (Spinalnerv) zu dem demselben Körpersegmente angehörigen Skeletsegmente (Wirbel) in einem so lockeren Verbande steht, dass es in gewissen Fällen sein zugehöriges Skeletsegment resp. Körpersegment[1]) verlassen und sich einem anderen beigesellen

---

säule der Faulthiere ist es durch neuere, an einem sehr reichen Materiale angestellte Untersuchungen WELCKER's (Ueber Bau und Entwicklung der Wirbelsäule. Vortrag in der Sitzung der naturforschenden Gesellschaft zu Halle vom 26. Oct. 1878 gehalten) nachgewiesen worden, dass es sich hierbei keineswegs um einen localen Vorgang, sondern um einen Zusammenhang mit Veränderungen in fast allen übrigen Abtheilungen der Wirbelsäule, insbesondere um eine ziemlich strenge Abhängigkeit von der Lage des Sacrum handelt.

[1]) So auf Grund der im 2. Capitel (pag. 34—41) vertretenen »besonderen neuen Auffassung des Begriffes des Segmentes bei den Wirbelthieren«, welche zu dem Ergebnisse führte: »Bei den Wirbelthieren existirt ein Gegensatz zwischen dem Neuromer einerseits und den übrigen Organsegmenten andererseits, so dass nicht immer dasselbe Neuromer mit derselben Gruppe von Organsegmenten sich zum Körpersegment verbindet.« — »Das Körpersegment der Verte-

Digitized by Google

kann, ein Process, durch welchen eine förmliche Umtauschung der Lage beider Theile herbeigeführt und eine auf die ganze bezügliche Region ausgedehnte Verschiebung des Nervensystems gegen das Skeletsystem resp. den ganzen übrigen Körper bedingt wird. Ein Beweis für diese Anschauung, die, in ihren Consequenzen weiter verfolgt, jedenfalls zu einer vollständigen Negirung irgend welcher bestimmten Zusammengehörigkeit des Nervensystems zu den übrigen von ihm versorgten Organsystemen, also auch speciell zu den Muskeln führen würde, und zu der sich allerdings auch IHERING, wie er selbst angibt, erst nach langer Zeit entschlossen hat, wird freilich nicht erbracht; denn der Umstand, dass die Spinalnerven vom Rückenmarke aus, also von einem andern Mutterboden wie die Wirbel sich bilden, beweist doch nicht im Entferntesten, dass sie deshalb auch in wechselnder und ihre Lagerung ganz umtauschender Weise durch verschiedene Intervertebrallöcher treten und trotzdem die von ihnen innervirten Muskeln auffinden können. Ebensowenig aber dürfte daraus, dass 1) die Wirbelsäule sehr oft bedeutend länger sein kann als das Rückenmark, dass 2) gewisse Nerven, namentlich am Schwanzende, fehlen können, dass 3) bei einer Anzahl von Thieren in bestimmten Regionen doppelte Wirbelelemente je einem Segmente zukommen können und dass 4) bei Cyclostomen und manchen Fischen die Ursprünge und Durchtrittsstellen der dorsalen und ventralen Nervenwurzeln alterniren können, irgendwie zu Gunsten der

---

braten entsteht durch die Combination der zusammengehörenden mesodermalen Organsegmente mit einem beliebigen Neurosegmente.« Diese allerdings neue und besondere, aber in mehr als einer Hinsicht den Thatsachen nicht entsprechende Auffassung basirt namentlich auf der obenbesprochenen Lehre von der Ein- und Ausschaltung ganzer Spinalnerven. Später, z. Th. erst nach Abschluss der Redaction des Textes der ersten acht Capitel, hat IHERING weitere Untersuchungen angestellt und ist auf Grund derselben zu anderen Ergebnissen als den im 2. Capitel auseinandergesetzten gelangt. Diese werden im 9. Capitel (pag. 220 f.) mitgetheilt und gipfeln in der mit den thatsächlichen Verhältnissen in besserem Einklange stehenden, aber nicht neuen Auffassung, dass das Muskelsegment mit dem Nervensegmente den Ausgangspunkt für die Segmentirung des Leibes bildet, während das bald einfach, bald doppelt auftretende Skeletsegment nicht in dem Maasse als Repräsentant des Körpersegments dienen kann. Es setzt sich somit, wenn ich IHERING recht verstehe, das Skeletsegment in einen ähnlichen Gegensatz zum Körpersegmente, wie das früher für das Nervensegment angegeben wurde. Dass angesichts dieser principiellen Differenz der im 2. und der im 9. Capitel vertretenen Anschauungen auch IHERING's Lehre von der Ein- und Ausschaltung der Spinalnerven eine vollkommene Umwandlung erfahren muss, liegt auf der Hand; — leider ist der Verfasser auf diesen Punkt gar nicht eingegangen.

Digitized by Google

Anschauungen IHERING's geschlossen werden; denn diese Verhältnisse sprechen entweder gegen die bezügliche von IHERING vertretene Hypothese oder sie stehen zu ihr in gar keiner Beziehung und können deshalb in keiner Hinsicht als für die vorliegende Frage entscheidend angesehen werden[1]).

Soviel hinsichtlich der Beantwortung der ersten Frage, die somit in keiner Hinsicht zu Gunsten der von IHERING vertretenen Anschauungen erfolgt ist.

Ich wende mich jetzt zur Beantwortung der zweiten Frage. Diese hat den mehr positiven Zweck der Vertheidigung und Sicherung der von ROSENBERG, SOLGER und mir vertretenen Anschauungen gegen die IHERING'schen Angriffe. Ich hatte geglaubt, dass die von mir früher an dem Plexus brachialis der Reptilien gemachten Beobachtungen, hatten sie auch die metamerische Umbildung in ihren einzelnen Stadien nicht verfolgt, doch genügen möchten, um die Frage in dem von ROSENBERG zuerst betonten Sinne zu entscheiden; anders IHERING, der nicht allein hierbei jeden thatsächlichen Beweis vermisst, sondern, wie schon bemerkt, auch behauptet, dass den bezüglichen Annahmen durch seine Untersuchungen der

---

[1]) Im ersten Falle handelt es sich einfach um ein ungleiches Wachsthum des Rückenmarks und der Wirbelsäule; aber gerade der Umstand, dass vom Conus medullaris aus die Spinalnerven auf langem Wege doch durch ihre bestimmten Intervertebrallöcher gelangen, anstatt den kürzeren Weg durch die nächstgelegenen zu wählen, beweist genugsam, wie fest und innig die Beziehungen der Nervensegmente zu den zugehörigen Skeletsegmenten gewahrt werden; — im zweiten Falle liegen Reductionszustände vor, die namentlich am Schwanzende nach der von ROSENBERG vertretenen Theorie zu erwarten sind, aber mit der von IHERING behaupteten Verschiebung der Nervensegmente gegen die Skeletsegmente gar nichts zu thun haben; — dasselbe gilt für den dritten Fall, der nur besagt, dass (in Folge einer nicht erfolgten Vereinigung der ursprünglichen Knorpel- oder Knochenkerne oder in Folge einer Bildung von besonderen neuen Kernen festeren Gewebes in dem ursprünglichen häutigen Skeletsegmente) an gewissen Stellen anstatt eines einheitlichen Wirbels ein zweigetheilter auftreten kann, ein Verhalten, das die regelmässigen Beziehungen des Nervensystems zu dem Skeletsysteme im Wesentlichen durchaus nicht alterirt; — hinsichtlich des vierten Falles liegen einige recht dankenswerthe Beiträge zu den früheren besonders von ROBIN und STANNIUS gemachten Beobachtungen vor; zu Gunsten der vorliegenden Frage dürfte dieser (übrigens schon 1847 von ROBIN bei Raja beobachtete) alternirende Ursprung der Nervenwurzeln, sowie ihr (ebenfalls schon von STANNIUS 1849 und DUMERIL 1865 beschriebenes und z. Th. abgebildetes) Austreten durch gesonderte Löcher der Wirbelbogen und Schaltstücke in keiner Weise entscheidend sein.

Digitized by Google

Boden entzogen worden sei [1]). — Ueber die diesen Untersuchungen zu Grunde gelegten resp. aus ihnen gefolgerten Anschauungen habe ich mich bereits ausgesprochen; es bleibt mir jetzt noch übrig, den Nachweis für die Reellität der von uns betonten Umbildungsvorgänge zu sichern resp. in erneuter Weise zu liefern. Zu diesem Zwecke könnte ich mich wieder auf die bereits früher beschriebenen Plexus brachiales der Reptilien berufen und an diesen eingehender zeigen, dass ihre Variirungen in natürlicher und ausreichender Weise durch Umbildungen der Plexus selbst, nicht aber durch die Annahme von Ein- und Ausschaltungen der Segmente oder ganzer Spinalnerven erklärt werden. Das wäre indessen zunächst nicht praktisch, denn die Plexus brachiales der Reptilien sind wegen des beschränkten vorliegenden Materials und ihrer deswegen weniger ausgiebig zu beobachtenden Variirungen nicht die geeigneten Objecte. Ich wähle deshalb aus der Wirbelthierreihe ein anderes, mir aus speciellen Gründen gerade nahe liegendes Beispiel, das dem gewünschten Zwecke in ausgezeichneter Weise entspricht, einmal, weil es gerade Ihering gewissermassen als Musterbeispiel zur Bestätigung seiner Anschauungen anführt, dann, weil das leicht beschaffbare Material eine intensivere und extensivere Untersuchung gestattet, endlich, weil namentlich gerade an diesem Beispiele der Nachweis für die metamerische Umbildung in einer, ich hoffe, auch Ihering überzeugenden Weise sich führen lässt; — es ist dies der Plexus brachialis der Vögel.

Ehe ich mich jedoch zu diesem Beispiele wende, möchte ich noch zuvor einige weitere Ausführungen allgemeinerer Natur über die von Rosenberg, Solger und mir behauptete Umbildung der Plexus nebst entsprechenden Beispielen einschalten, welche bestimmt sind, die früher, vor dem Erscheinen der Ihering'schen Abhandlung, von mir gegebenen Auseinandersetzungen zu ergänzen.

Nach den von der neueren Naturforschung vertretenen Anschauungen ist bekanntlich jede Variirung des Organismus bedingt durch die Wechselwirkung zwischen demselben und den Einflüssen der ihn umgebenden Aussenwelt; der Grad der Variirung hängt ab von der grösseren oder geringeren Anpassungsfähigkeit des Organismus und von der mehr oder weniger häufig und intensiv sich darbietenden Gelegenheit zu dieser Wechselwirkung. Es werden sich somit diese Variirungen innerhalb des Organismus an den einzelnen Organsystemen desselben in verschiedener Weise offenbaren, je nachdem

[1]) Zoologischer Anzeiger 1878. No. 4. pag. 72.

Digitized by Google

die Bedingungen hierfür mehr oder minder günstig erfüllt sind; und man wird unterscheiden müssen erstens zwischen den Organsystemen, bei denen die Variirungen unmittelbarer und ausgiebiger in Folge der directeren Anpassung erfolgen, zweitens zwischen denen, welche nur in Folge der Wechselwirkung zu dem direct variirenden System in ein Verhältniss der correlativen Variabilität gebracht sind, und drittens zwischen denen, die von diesen Variirungen kaum merklich beeinflusst sind.

Wenden wir dies auf den vorliegenden Fall an, so wird man a priori, bevor überhaupt die thatsächlichen Verhältnisse befragt werden, die Variabilität der Plexus auffassen können als Theilerscheinung entweder von Variirungen der Körpersegmente resp. Spinalnerven oder von Variirungen der Lage und Gestalt der vom Plexus innervirten Gebilde d. h. der die Extremität zusammensetzenden Organe. Im ersteren Falle würde es sich handeln um Variirungen von centralen, axialen Theilen des Rumpfes, im letzteren um Veränderungen von peripheren Endorganen der Nervenplexus, die lediglich Anhänge des Rumpfes (resp. Kopfes) darstellen.

Die Wahl, wo die grössere Wahrscheinlichkeit der Variirung liegen möge, ist nicht schwer. Sie wird sich ohne Weiteres gegen den ersten und für den zweiten Fall entscheiden, welcher letztere in mehrfacher Hinsicht die weitaus günstigeren Bedingungen für eine Variirung darbietet. Damit aber ist der Schwerpunkt der Variabilität in die Extremität gerückt; in dieser liegt das Causalmoment für die Variirungen der Plexus, während die — überdies durch keine einzige Thatsache erwiesenen — Ein- und Ausschaltungen von Körpersegmenten oder ganzen Spinalnerven weder causal begründet, noch überhaupt in ihren adaptiven Beziehungen wahrscheinlich oder recht verständlich sind.

Eine von diesen Erwägungen ausgehende Untersuchung wird somit ausser dem eigentlichen Plexus selbst und dem Verhalten seiner Wurzeln vor Allem die Verbreitung und die quantitative Vertheilung der aus ihm hervorgehenden Nerven und ihrer Endorgane berücksichtigen müssen; eine Beachtung der ersten Instanzen allein dürfte sich dagegen für die Begründung (oder die Negirung) der Variirungen der Plexus nicht als zureichend erweisen.

Die innigen Correlationen zwischen der Grösse eines Muskels und der des ihn innervirenden Nerven sind selbstverständlich und leicht durch Vergleichung zweier beliebiger Individuen resp. zweier verschiedener Entwicklungsstadien desselben Individuums nachweisbar. Es ist allgemein bekannt, dass bei Nichtgebrauch die Bildung neuer Muskelfasern sistirt oder doch wenigstens derart beschränkt

Digitized by Google

wird, dass die Neubildungen nicht genügen, um das durch die Rückbildung der alten Fasern bedingte Deficit zu decken, dass also der Muskel kleiner wird und dass in demselben Maasse die Zahl der Fasern des ihn versorgenden Nerven abnimmt. Ebenso weiss man, dass durch Uebung der Muskel einen Ueberschuss an neugebildeten Muskelfasern erhalten kann und dass dem entsprechend sein Nerv durch Zuwachs neuer Nervenfasern sich verstärkt. Erleiden zur Extremität gehörige Muskeln diese Abnahme oder Zunahme ihrer Grösse, so werden in gleicher Weise die sie innervirenden Nerven des betreffenden Plexus durch Verminderung oder Vermehrung ihrer Nervenfasern dünner oder dicker werden. In ähnlicher Weise verhalten sich die Hautnerven zu der von ihnen versorgten Hautstrecke, indem auch ihre Stärke mit der grösseren oder geringeren Ausdehnung der letzteren abnimmt oder zunimmt.

I. Damit ist eine Variirung des Plexus der einfachsten Art gegeben: seine Wurzeln sind weder proximal- oder distalwärts verschoben, noch ist ihre Anzahl vermindert oder vermehrt, aber die Grösse der einzelnen zur Extremität tretenden Nerven und insofern auch der Wurzeln zeigt Differenzen; die von einer kaum merkbaren Abweichung bis zu der hochgradigsten Verschiedenheit — ich erinnere nur an den N. pectoralis der Ratiten und Carinaten — alle Uebergangsstufen darbieten kann.

Bei dieser Variirung handelt es sich also auch bei der bedeutendsten Grössendifferenz doch nur um eine Entstehung von neuen Nervenelementen im unmittelbarsten Anschlusse an die alten, derart, dass beiderlei Fasern demselben Metamer angehören und dasselbe Intervertebralloch als Durchgangsstelle benutzen. Eine Controverse hinsichtlich der Erklärung dieser Fälle dürfte kaum bestehen.

II. Es kann aber zweitens der Plexus die bedeutsamere Variirung zeigen, dass Hand in Hand mit der Reduction oder Vergrösserung der Extremität die Zahl seiner Wurzeln vermindert oder vermehrt ist[1]. Diese Fälle gehören zu

[1]) Selbstverständlich ist damit nicht gesagt, dass sämmtliche Fälle einer Verminderung oder Vermehrung der Wurzeln des Plexus lediglich in Abhängigkeit zu der geringeren oder grösseren Entwicklung der Extremität stehen. Es ist vielmehr ausdrücklich zu betonen, dass hierbei auch andere Momente, wie namentlich die weiter unten auszuführende Verschiebung der Extremität mitspielen und dass auch der mehr oder minder festen Anheftung des Beckengürtels oder der geringeren oder grösseren Länge der Wirbelsäule etc. etc. eine die Ausdehnung des Plexus beschränkende oder begünstigende Wirkung zuertheilt werden muss (man vergleiche z. B. die Verhältnisse bei den Anuren und bei

Digitized by Google

denen, welche von IHERING durch die Annahme einer Aus- und Einschaltung von Segmenten oder von ganzen Spinalnerven im Bereiche des Plexus erklärt worden sind.

Sehen wir jetzt zu, ob in der Correlation zu den Variirungen der Extremität eine befriedigendere Erklärung gefunden wird, und betrachten wir zunächst die Fälle, wo gleichzeitig mit der Verkümmerung der Extremität eine Verminderung der Zahl der Wurzeln des Plexus zur Beobachtung kommt. Die Verkümmerung der Extremitäten[1]) erfolgt bekanntlich durch eine an der Peripherie beginnende Reduction ihrer Elemente; es sind zunächst die distalen Abschnitte (Hand resp. Fuss), welche sich — in einer im Detail recht verschiedenen für unsere Zwecke aber zunächst gleichgültigen Weise — successive rückbilden; geht die Verkümmerung weiter, so schwinden auch die proximalen Theile der eigentlichen Extremität s. str. (Vorder- und Oberarm resp. Unter- und Oberschenkel); am spätesten fällt der, allerdings schon während der Rückbildung der Extremität s. str. eine retrograde Entwicklung darbietende Extremitätengürtel (Schultergürtel resp. Beckengürtel) der vollständigen Reduction anheim. Diese successive Verkümmerung erstreckt sich sowohl auf die passiven wie activen Bewegungsorgane; in der (vielleicht durch Nichtgebrauch erfolgten) Rückbildung der letzteren ist wahrscheinlich überhaupt das causale Moment der Reduction der Extremität zu suchen; die Hautbedeckung der letzteren wird sich natürlich dem verminderten Volumen anpassen. Mit diesen Veränderungen muss nothwendig eine Rückbildung der aus dem Plexus hervorgehenden Muskel- und Hautnerven der Extremität sich verbinden. Auch diese wird, im innigsten Connexe zu der Verkümmerung ihrer Endorgane, successive vor sich gehen. Zunächst scheiden die die distalen Muskeln und Hautstrecken versorgenden Nerven (Nervenfasern) aus, dann verkümmern die zu den mehr

---

den Fischen). Wie überall in der Natur, sind es zahlreiche Factoren, die in ihrer Wechselwirkung den oder jenen bestimmenden Einfluss ausüben. Alle diese Instanzen, die auf die bezüglichen Variirungen der Plexus einwirken können, hier zu berücksichtigen, würde viel zu weit führen und der Abhandlung eine nicht beabsichtigte Länge geben. Ich beschränke mich deshalb zunächst auf diese kurzen Andeutungen, um so mehr, als ich später, bei Beendigung meiner Untersuchungen über die Schultermuskeln, Gelegenheit haben werde, die Frage mehr in extenso zu behandeln.

[1]) Die Darstellung bezieht sich auf die Verkümmerung der Extremitäten der pentadactylen Wirbelthiere insbesondere der Saurier; die Rückbildung der Fischflosse, welche die Entscheidung der vorliegenden Frage wohl noch einleuchtender zu geben vermöchte, ist mit Beziehung auf ihre Nerven noch zu ungenügend erkannt.

Digitized by Google

proximalen Extremitätenmuskeln und zu der entsprechenden Hautstrecke gehenden Nervenelemente, endlich mit der Rückbildung der Extremitätengürtel und der sie bewegenden Muskulatur schwinden auch die Nerven, welche die letztere innerviren. Durch diese allmäligen Rückbildungsvorgänge, deren einzelne Phasen z. B. bei den verschiedenen Vertretern der schlangenähnlichen Saurier (und Schlangen) je nach der geringeren oder grösseren Verkümmerung ihrer Extremitäten zur Beobachtung kommen, wird natürlich eine successive immer weitergehende Vereinfachung und Reduction des Plexus bedingt. Während bei den noch äusserlich sichtbare (wenn auch beträchtlich verkümmerte) Extremitäten tragenden Sauriern (z. B. Seps) der Plexus brachialis — ich wähle diesen als den von mir besser untersuchten — im Ganzen erheblich schwächer geworden, sonst aber seine zur Extremität gehenden Hauptäste, sowohl die Nn. thoracici sup. und inf., wie die Nn. brachiales sup. und inf.[1]), wenn schon die letzteren bedeutend rückgebildet, im Allgemeinen gewahrt hat, zeigt der Plexus brachialis der Saurier mit complet oder nahezu complet verschwundener vorderer Extremität s. str. (z. B. Pseudopus oder Anguis) eine Anordnung, die kaum mehr den Namen eines Plexus verdient[2]). Die Nn. brachiales sup. und inf. sind bis auf ganz minimale Rudimente verschwunden, damit aber auch die eine vorderste Wurzel des Plexus, die den vordersten der Nn. brachiales (N. subscapularis, besonders aber N. supracoracoideus) einen Antheil ihrer Fasern zuführt; der Plexus setzt sich nicht mehr wie bei den typischen kionokranen Sauriern aus vier Wurzeln[3]) zusammen, sondern an seiner Bildung betheiligen sich nur noch drei Spinalnerven, die sich der Hauptsache nach an der Muskulatur und

---

[1]) Zum Verständniss dieser Termini vergl. meine Untersuchungen »Zur vergleichenden Anatomie der Schultermuskeln.«

[2]) Bei der Vergleichung des Plexus brachialis mancher schlangenähnlichen Saurier, namentlich derer mit sehr weitgehender Verkümmerung der Extremitäten, mit dem der typischen Saurier ist zu beachten, dass bei den ersteren der Plexus proximaler liegt als bei den letzteren; es kommt somit als eine weitere Instanz hinzu, dass bei diesen eine relativ grössere Verschiebung der Extremität distalwärts stattgefunden hat als bei jenen; ein Verhalten, das der Kundige leicht beurtheilen und nicht als ein wesentliches, nicht zu beseitigendes Hinderniss für die Vergleichung ansehen wird.

[3]) Die einmal beobachtete Fünfzahl (Platydactylus) erklärt sich als Folge der durch die Verschiebung der Extremität bedingten metamerischen Umbildung des Plexus, bei der in diesem Falle die Rückbildung der proximalen mit der Neubildung der distalen Nerven nicht gleichen Schritt gehalten hat.

Digitized by Google

Haut des Rumpfes verbreiten und ausserdem nur noch ziemlich schwache Nn. thoracici sup. und inf. abgeben. Ist schliesslich, wie das am reinsten bei den Ophidiern zur Beobachtung kommt[1]), jede Spur des Schultergürtels und seiner Muskeln verschwunden, so finden sich an Stelle des Plexus brachialis nur noch Spinalnerven, welche keine Nn. thoracici sup. und inf. mehr besitzen, sondern lediglich nach Art der anderen Spinalnerven den Rumpf versorgen. — Es wäre leicht, diese Beispiele durch weitere Untersuchungen zu vermehren; ich denke aber, dass das Angeführte bereits genügt, 1) um zu zeigen, dass im engsten Connexe mit der Verkümmerung der Extremität eine Reduction des Plexus und eine Verminderung der Zahl seiner Wurzeln eintreten kann, und 2) um zu constatiren, dass es sich bei dieser Reduction und Verminderung keineswegs um eine Ausschaltung von ganzen Spinalnerven oder ganzen Segmenten handelt, sondern dass vielmehr nur die zur Extremität gehenden Nervenantheile ausscheiden, die den Rumpf versorgenden hingegen in Gestalt einfacher Rumpfnerven (Intercostalnerven) erhalten bleiben.

Im Gegensatze zu den eben besprochenen Fällen kann es auch vorkommen, dass gleichzeitig mit der Vergrösserung der Extremität eine Vermehrung der Zahl der Wurzeln ihres Plexus stattfindet, ein Verhalten, das nach IHERING in einer Einschaltung von Segmenten oder ganzen Spinalnerven im Bereiche des Plexus seine Erklärung fände. Prüfen wir auch hier die in diesem Erklärungsversuche nicht berücksichtigten Correlationen zwischen Extremität und Plexus[2]). Ein ausgezeichnetes Beispiel hierfür bieten die paarigen Flossen der Fische dar. Dieselben können bekanntlich bei den verschiedenen Vertretern dieser Classe alle möglichen Grade der Ausbildung zeigen und hierbei Extreme aufweisen — ich erinnere an

---

[1]) Die hier in Frage kommenden Scincoiden und Amphisbänoiden konnten nicht untersucht werden.

[2]) pag. 56 sagt IHERING: »Einigermassen schwierig wird die vergleichende Untersuchung der Plexus der Fische namentlich auch dadurch, dass je nach der Grösse der Flosse und ihrer Muskulatur eine verschieden grosse Zahl von Spinalnerven an der Innervation der Extremität theilnimmt.« Danach scheint es, als ob IHERING den Causalconnex zwischen Extremität und Plexus anerkennte; die weiteren Ausführungen zeigen indessen, dass ihm auch bei den Fischen nicht die Veränderung der Extremität, sondern Ein- und Ausschaltungen von Segmenten oder ganzen Spinalnerven für die Vergrösserung oder Verkleinerung der Plexus massgebend sind.

Digitized by Google

den Mangel aller paarigen Flossen bei gewissen Apodes und an die ganz ausserordentliche Flossenentwicklung bei den Rochen —, mit denen die bei Amphibien und Amnioten beobachteten kaum zu vergleichen sind. Damit steht das Verhalten der diese Extremitäten versorgenden Plexus im engsten Connexe: von den Fällen, wo der Plexus brachialis — ich wähle der Gleichmässigkeit wegen wieder diesen — einfach fehlt, weil keine Brustflosse existirt, bis zu den Vorkommnissen, wo derselbe wie bei Raja aus der bedeutenden Zahl von 45—47 Wurzeln sich zusammensetzt, sind die verschiedensten Stadien in seiner Ausbildung beobachtet[1]. Ein Theil derselben, namentlich die aus einer geringen Anzahl von Wurzeln hervorgehenden Plexusbildungen der Teleostier, sind wahrscheinlich wie die betreffenden Brustflossen selbst als Rückbildungen aus ausgedehnteren denen der Selachier ähnlichen Plexus aufzufassen; ich scheide sie deshalb hier aus und ziehe nur die bezüglichen Bildungen bei den Selachiern in Betracht. Innerhalb dieser Ordnung wird man die Brustflosse der Haie als die einfachere und den ursprünglichen Bildungen näher stehende, die der Rochen als die complicirtere und in ihrer Vergrösserung von der ersteren (natürlich auf dem phylogenetischen Umwege) ableitbare ansehen dürfen. Der sagittalen Längsausdehnung der Flossen entspricht ziemlich genau die Anzahl der in den Plexus brachialis eingehenden Nerven. Während die mässig lange Brustflosse von Acanthias vulgaris von einem aus 9—10 Wurzeln sich zusammensetzenden Plexus versorgt wird, weist der die weitausgedehnte Brustflosse von Raja clavata oder batis innervirende Plexus, wie schon oben erwähnt, die sehr beträchtliche Anzahl von 45—47 Wurzeln auf. Also eine Differenz von 35—38 Wurzeln. Sollte diese ausserordentliche Vergrösserung des Plexus brachialis von Raja gegenüber dem von Acanthias bedingt sein durch die Einschaltung von 35—38 Segmenten oder ganzen Spinalnerven im Bereiche des Plexus? Das würde voraussetzen, dass innerhalb der Wirbelsäule resp. der Segmentreihe der Selachier Neubildungs- resp. Sprossungsvorgänge stattfinden können, mit welchen nicht einmal die bei den Würmern beobachteten sich messen könnten. Wie aber wäre dann ferner das Verhalten der Extremität zu diesen Einschal-

[1] Ich beziehe mich hierbei und im Folgenden vornehmlich auf die Angaben von Swan, Cuvier, Stannius, Duméril und Ihering; die wenigen Beobachtungen, die ich hinsichtlich dieser Verhältnisse bei Fischen gemacht, verdienen kaum den Namen einer Untersuchung.

Digitized by Google

tungen in Beziehung zu bringen? Sollte angenommen werden, dass durch die Vergrösserung der Flosse eine Vermehrung der Körpersegmente resp. Nervensegmente (im Sinne IHERING's) herbeigeführt worden, oder sollte umgekehrt die Vermehrung der Körper- resp. Nervensegmente eine Vergrösserung der Flosse bedingt haben? Mir scheint, man mag sich nun in dieser oder jener Weise entscheiden, dass eine Anwendung der IHERING'schen Erklärungsmethode — ganz abgesehen von dem Mangel jedes auf Thatsachen gestützten Beweises — hier lediglich auf eine arithmetische Manipulation herauskäme, welche die Segmente nicht wie integrirende und in Continuität stehende Theile eines Organismus, sondern wie Zahlen behandelt, die man bald hierhin, bald dorthin setzt, um die Rechnung in gewünschter Weise zum Stimmen zu bringen. — Wer die betreffenden Bildungen von Acanthias und Raja genauer betrachtet, wird einigen Verhältnissen begegnen, die zur Entscheidung der Frage wesentlich beitragen dürften. Die sämmtlichen Wurzeln des Plexus geben (wie überall) theils Aeste für die Flosse, theils Zweige für den Rumpf ab, welche letzteren namentlich im Bereiche der proximalen Wurzeln gegen die ersteren mehr zurücktreten. Fernerhin zeigen die proximalen Wurzeln innigere Beziehungen zu einander, als die distalen; sie legen sich früher (näher der Medianlinie) an einander an und treten somit erst nach erfolgter Plexusbildung (resp. Vereinigung zu einem oder einigen Stämmen) an die Extremität, während die distalen Wurzeln mehr nach Art der Intercostalnerven eine geraume Strecke für sich in ihren Segmenten verlaufen und erst knapp vor dem Eintritt in die Extremität oder erst in dem Bereiche derselben sich z. Th. unter einander verbinden; diese Selbständigkeit der Wurzeln und ihre Aehnlichkeit mit einfachen blos zum Rumpfe gehenden Nerven wird gegen das distale Ende des Plexus immer grösser, so dass z. B. die letzte Wurzel des Plexus von Raja sich nur dadurch von einem einfachen Rumpfnerven unterscheidet, dass sie ein feines Nebenästchen an die Brustflosse abgibt[1]. Be-

[1]) Aehnliche Uebergangsbildungen, die es oft schwer machen, zu entscheiden, ob sie dem Gebiete des Plexus brachialis oder der einfachen Intercostalnerven angehören, sind, wenn auch nicht immer so klar, doch an den meisten Untersuchungsobjecten zu beobachten. So gehört z. B. dazu der zweite Dorsalnerv des Menschen, dessen Ramus perforans lateralis (N. thoracico-brachialis s. intercosto-humeralis) sich wesentlich an der Versorgung der Haut des Oberarms betheiligt und mit dem unzweifelhaft aus dem Plexus brachialis hervorgehenden N. cutaneus internus minor (cutaneus medialis) eine in der Regel vorhandene Anastomose bildet; in gewissen Fällen ist sogar der dritte Dorsal-

Digitized by Google

achtet man endlich, dass bei Acanthias auf den mässig grossen Plexus der Brustflosse circa 20 einfache Rumpfnerven (Intercostalnerven) folgen, ehe der Plexus der Bauchflossen beginnt, dass hingegen den sehr ausgedehnten Brustflossen-Plexus von Raja nur ein einziger Rumpfnerv, und nicht einmal immer dieser ganz, von dem Bauchflossen-Plexus trennt, so wird man sich der Ansicht nicht verschliessen können, dass bei Raja mit der allmäligen Ausdehnung der vorderen Extremität nach hinten zu eine successive Neubildung von distalen für die Extremität bestimmten Nervenfasern erfolgt ist, welche, in den Bahnen der bereits vorhandenen Rumpfnerven verlaufend, diese Nerven nach und nach in den Bereich der Extremität brachten und zum kleineren oder grösseren Theile zu Wurzeln des Plexus brachialis umbildeten[1]).

III. Es bleiben noch drittens die Fälle zu besprechen, wo mit der Verschiebung einer Extremität (oder eines andern Organs) längs des Rumpfes eine metamerische Umbildung des bezüglichen Plexus Hand in Hand geht. Dieser, übrigens im Wesentlichen von dem vorhergehenden nur wenig abweichende, Modus ist unter den Wirbelthieren so verbreitet, dass er sich in der Regel auch den beiden vorher besprochenen Variirungen zugesellt und dass wohl nur in wenigen beobachteten Fällen Wanderungen und metamerische Umbildungen der Plexus auszuschliessen sind. Anders Ihering: er erkennt allerdings an, dass Verschiebungen der Extremitäten, speciell des Beckengürtels vorkommen können, betont aber ausdrücklich, dass durch sie das Verhalten der Spinalnerven nicht beeinflusst werde; nach ihm kommen die Lageveränderungen des Plexus nicht auf Rechnung einer metamerischen

---

nerv auch hierher zu rechnen, der ebenfalls manchmal einen R. perforans lateralis zur Haut des Oberarms schickt, der seinerseits wieder mit dem N. intercosto-humeralis und dadurch mittelbar mit dem Plexus brachialis Verbindung eingehen kann. — Auch Ihering ist es oft nicht möglich gewesen, bei Physostomen und Haien genau zu bestimmen, welche Nerven man noch den die hintere Extremität versorgenden zurechnen dürfte (pag. 56).

[1]) Ich beschränke mich auf diese kurzen Ausführungen, um so mehr, als in nächster Zeit eine Veröffentlichung von M. von Davidoff zu erwarten steht, welcher gerade das Verhalten der Plexus der Selachier, insbesondere des Plexus der Bauchflosse derselben, eingehender untersucht und in seinen allgemeineren Beziehungen behandelt hat. Davidoff verdanke ich auch die Angabe über die Zahl der vor dem Plexus sacralis gelegenen Spinalnerven von Acanthias, die übrigen im Texte angeführten Verhältnisse sind vornehmlich Swan, Cuvier und Stannius entnommen; in Uebereinstimmung mit dem Verhalten bei Acanthias fand auch Ihering bei Scyllium, dass hier der Plexus der hinteren Extremität von dem der vorderen durch etwa 20 Spinalnerven getrennt ist.

Digitized by Google

Umbildung der Nerven, sondern sind lediglich bedingt durch Ein- oder Ausschaltung vor dem Plexus gelegener Segmente (resp. ganzer Spinalnerven). Prüfen wir auch hier wieder an einigen Beispielen, welche Erklärung den Vorzug der Berechtigung besitzt.

Für die Verschiebung nach vorn (proximalwärts) wähle ich die Bauchflosse der Teleostier. Es ist bekannt, dass dieselbe ihre phylogenetisch frühere Lage unweit vor dem After[1]) bei gewissen Vertretern (z. B. bei vielen Physostomen) mehr oder minder wahrt, dass sie bei andern aber (z. B. bei den meisten Anacanthinen und Acanthopteren) in den Bereich der Brust oder sogar der Kehle zu liegen kommt. Ebenso weiss man, und es ist neben Stannius namentlich Ihering, dem wir hierüber mehrere bemerkenswerthe Beobachtungen verdanken, dass der Plexus der Bauchflosse dem der Brustflosse um so näher zu liegen kommt, je mehr die erstere der letzteren genähert ist. So liegen z. B. zwischen beiden Plexus bei Esox lucius 15 einfache Rumpfnerven, bei Cyprinus tinca nur 3 (cf. Ihering); bei den meisten untersuchten Brust- und Kehlflossern geht der vordere Theil des 3. Spinalnerven noch in den Plexus der Brustflosse ein, während mit dem 4. bereits der Plexus der Bauchflosse beginnt; bei einzelnen endlich, z. B. Lepidoleprus und Uranoscopus, gehört der 3. Spinalnerv mit seinem vorderen Theile dem Plexus der Brustflosse, mit seinem hinteren dem der Bauchflosse an. Mit den letzten Fällen ist das Extrem der Annähe-

[1]) Dies gilt zunächst nur für die Teleostier. Wenn man die bei diesen beobachteten Verhältnisse mit denen bei den Selachiern vergleicht, so findet man, dass die Bauchflossen der Teleostier gegenüber denen der Selachier meistens eine beträchtlich proximalere Lage zeigen, eine Beobachtung, welche mit Berücksichtigung anderer einschlägiger Verhältnisse (z. B. der von Gegenbaur nachgewiesenen Verkürzung der Bauchhöhle und der damit Hand in Hand gehenden Wirbelumbildung) zu dem Schlusse führt, dass die jedenfalls noch frühere phylogenetische Stufe einer distaleren und der Analöffnung mehr genäherten Lage der Bauchflossen den Selachiern zukommt. Doch gilt es namentlich hier, sich vor zu weit gehenden Generalisirungen zu hüten. Dass die distalere Lage der Bauchflosse durchaus nicht immer den primitiveren Zustand repräsentirt, zeigt sich gerade bei den Selachiern, wo z. B. die sehr distale Lage der Bauchflosse der Rochen von einer mehr proximalen abzuleiten ist und wo überhaupt der Nachweis geliefert werden kann (cf. Davidoff's Abhandlung), dass die Bauchflosse in einem frühesten Stadium eine proximalere Lage gehabt hat. Es ist hier nicht der Ort, weiter auf diese (übrigens vom genannten Autor eingehender behandelten) Fragen, sowie die einschläglichen Mittheilungen Thacher's und Balfour's einzugehen; es mag genügen, darauf hinzuweisen, dass die Bauchflosse der Fische, insofern als sie nicht an der Wirbelsäule fixirt ist, in mannigfachster Weise bald proximal-, bald distalwärts sich verschieben kann.

Digitized by Google

rung beider Plexus erreicht; denn Fälle, wo der Plexus der Bauchflosse ganz in den Bereich des Plexus der Brustflosse oder gar vor denselben (also in den Bereich der Kopfnervenursprünge) tritt, sind nicht beobachtet[1]), — für ihr etwaiges Vorkommen dürfte aber wohl auch keine Wahrscheinlichkeit sprechen, da es eben nicht leicht denkbar ist, dass Nerven durch den Bereich der Brustflosse hindurchwandern und auf diesem Wege zur Bauchflosse gelangen.

Lassen sich diese Lageveränderungen der Bauchflosse und ihres Plexus auf Verschiebungen der ersteren längs des Rumpfes und damit Hand in Hand gehende proximalwärts gerichtete metamerische Umbildungen der letzteren zurückführen? Oder hat IHERING Recht, wenn er die Lageveränderungen der Bauchflosse zum kleineren Theil durch solche Verschiebungen, zum grösseren durch eine Ausschaltung von Rumpfsegmenten, die des Plexus hingegen lediglich durch den Ausfall von Segmenten zu Stande kommen lässt?

Nach den von diesem Autor vertretenen Anschauungen handelt es sich also auch hier nicht eigentlich um eine Veränderung des Plexus und der Bauchflosse (abgesehen von der geringen Verschiebung der letzteren), sondern um eine Verkürzung der vor dem Plexus gelegenen Strecke des Rumpfes durch Ausschaltung seiner Segmente. Nehmen wir einmal an, dass ein solcher Ausfall in Wirklichkeit stattfinden könne, und suchen wir eine Vorstellung zu gewinnen, welche Verhältnisse danach der Fischkörper darbieten möge. Das primitivere Verhalten (bei den angeführten Teleostiern) erblickt IHERING, wie ich, in einer mehr distalen Lage der Bauchflosse, nicht weit entfernt von der Afteröffnung. Es mögen nun vor dieser Flosse eine Anzahl von Rumpfsegmenten ausgeschaltet sein. Dadurch wird allerdings die Flosse und ihr Plexus mehr proximal, also der Brustflosse näher zu liegen kommen, aber ihre grössere Entfernung von der Afteröffnung ist damit noch nicht erklärt. Dazu ist die weitere Annahme nöthig, dass in gleicher Zeit hinter der Bauchflosse eine Anzahl von Rumpfsegmenten eingeschaltet worden sei. Auch diese Einschaltung möge stattfinden. Nun liegt allerdings die Bauchflosse in nächster Nachbarschaft von der Brustflosse und von der Afteröffnung entfernt. Wie

[1]) IHERING benutzt diesen Umstand, dass die Bauchflosse, auch wenn sie an der Kehle, also vor der Brustflosse, liegt, doch von dem auf den Plexus der letzteren folgenden Nerven versorgt wird, als Beweis dafür, dass bei einer einfachen Verschiebung der Flossen die Nervenursprünge nicht verändert werden. Hinsichtlich der Berechtigung dieser Beweisführung verweise ich auf meinen obigen Text.

Digitized by Google

aber steht es mit dem übrigen Körper des Thieres, das diese Ausschaltung vor der Bauchflosse gelegener Rumpfsegmente — und ihre Zahl kann ja recht bedeutend werden, z. B. beim Vergleich von Gadus mit Esox 15, bei dem Vergleich mit Selachiern noch weit mehr — und die Einschaltung hinter dieser Flosse befindlicher Segmente erlitten hat? Nach IHERING setzt sich jedes Rumpfsegment aus je einem Skeletsegment (Wirbel), Muskelsegment und Nervensegment (ganzer Spinalnerv) zusammen, wozu eventuell noch je ein Gefässsegment und vielleicht auch ein Nierensegment kommen kann, während die in der Bauchhöhle gelegenen Organe des vegetativen Systems, der Verdauungstractus mit seinen Annexen und das uropoetische System, nicht daran Theil nehmen[1]). Nun ist aber klar, dass bei jedem Wirbelthiere die zuletzt erwähnten Organe durch ihre Gefässe, namentlich aber durch ihre Nerven zu den Rumpfsegmenten im innigsten Connexe stehen; Darm mit Anhängen sowohl wie uropoetisches System sind gar nicht zu trennen von den sie innervirenden Nerven, die bekanntlich die visceralen Aeste der Spinalnerven, d. h. Theile der IHERING'schen Nervensegmente darstellen. Danach ist zu beurtheilen und zu bemessen, welche colossalen Veränderungen nicht nur für die gegliederte Masse des Rumpfes, sondern für den gesammten hinter der Brustflosse befindlichen Fischkörper — mit einziger Ausnahme der Bauchflosse — herbeigeführt würden, wenn die besprochenen Aus- und Einschaltungen von Rumpfsegmenten wirklich stattfänden. Dann würde lediglich die mit dem Körper ganz lose und verschiebbar verbundene und den äusseren Anpassungen direct ausgesetzte Bauchflosse ihre Homologien gewahrt haben; für den ganzen übrigen Rumpf mit allen seinen Organen wären dieselben zerstört, ohne dass zunächst irgend welches causale Moment für diese, auch wenn sie ganz successive stattfänden, gewaltigen Umwälzungen des thierischen Körpers gefunden wäre! Es ist nicht nöthig, dass ich in das Detail dieser Umwälzungen eingehe; Jeder, der diesem Processe nachgeht, wird das Facit ziehen. Und ich glaube, dass es danach, angesichts der erhaltenen Consequenzen, nicht schwer ist, über die Wahrscheinlichkeit oder Unwahrscheinlichkeit der Hypothese von der Ein-

[1]) Vergl. IHERING a. a. O. pag. 35, 36. Des Rückenmarks, sowie des Genitalsystems geschieht keine Erwähnung; ebenso ist aus den Angaben des Autors nicht mit Bestimmtheit zu entnehmen, ob er das gesammte uropoetische System von den Rumpfsegmenten ausschliesst (was nach der Bemerkung auf pag. 36 wahrscheinlich), oder ob er einen Theil desselben dazu rechnet (wogegen die Ausführungen auf pag. 35 sich nicht mit Bestimmtheit entscheiden).

Digitized by Google

und Ausschaltung der Segmente — Beweise für dieselbe liegen ja überhaupt nicht vor — sich zu entscheiden.

Ohne mich weiter auf die richtigere Erklärung der verschiedenen Lage der Bauchflosse und ihres Plexus durch eine proximalwärts gehende Verschiebung der ersteren längs des Rumpfes und eine dem entsprechende metamerische Umbildung des letzteren durch successives Ausscheiden distaler und successive Neubildung proximaler Extremitätennerven einzulassen[1], wende ich mich gleich zu einem zweiten Beispiele, das die Verschiebung eines Organs nach hinten illustriren möge. Ich wähle zu diesem Zwecke das Herz der Säugethiere, speciell das des Kaninchens. Es ist bekannt, dass dasselbe sich im Bereiche des Kopftheils, also proximal vor den Urwirbeln (Rumpfsegmenten) anlegt und entwickelt und erst im weiteren Verlaufe seiner Ausbildung distalwärts rückt und so, successive durch die Halsregion durchlaufend, schliesslich in den Bereich der Brust gelangt; die es ursprünglich innervirenden Nerven (Aeste des Vagus und vielleicht des Kopfsympathicus) werden hierbei — es ist natürlich nicht an einen grob mechanischen Vorgang zu denken — nach hinten ausgezogen, wahren aber, wenigstens soweit der Vagus in Betracht kommt, ihre Beziehungen zu dem Centralorgane. Zugleich aber zeigt das Herz des Erwachsenen eine Versorgung durch sympathische Rr. cardiaci, welche von den drei Halsganglien und dem ersten (vielleicht auch dem zweiten) Brustganglion sich ablösen und — beim Kaninchen ist der anatomische und physiologische Nachweis dafür geliefert — von Cervicalnerven (selbst von Wurzeln des Plexus brachialis) abstammen. Wie kommt es in diese Verbindung mit visceralen Aesten spinaler Nerven? Es ist einleuchtend, dass durch die Annahme einer Einschaltung von Rumpfsegmenten dieses Verhalten nicht erklärt wird: mögen auch noch so viele Segmente sich einschalten, so kann dieser Vorgang doch nur hinter dem Kopfe stattfinden und wird nicht vermögen, irgend welchen Einfluss auf das ursprünglich im Bereiche des Kopfes liegende Herz auszuüben. Es bleibt danach wohl als die allein zulässige Erklärung diejenige, welche den Thatsachen gemäss statuirt, dass das Herz (wohl in einem gewissen, hier nicht näher zu erör-

[1] Ich verweise hierfür auf die bereits erwähnten Untersuchungen und Nachweise Davidoffs, aus denen sich leicht die Schlüsse für das im obigen Texte besprochene Beispiel ziehen lassen. Für meinen Zweck genügte es zunächst, auf die Consequenzen hingewiesen zu haben, die für dasselbe aus der Annahme einer Ein- und Ausschaltung von Rumpfsegmenten sich ergeben.

Digitized by Google

ternden Connexe zu der Extremität) in Folge einer wirklichen Verschiebung längs der constanten Wirbelsäule nach hinten zu liegen kommt und dass es im Laufe dieser Wanderung einen Zuwachs von distalen, im Gebiete der Cervicalnerven neugebildeten spinalen Herznerven erhält.

Es bleibt noch übrig, den obigen Beispielen den Plexus brachialis der Vögel anzureihen. Wie bereits erwähnt, führt IHERING gerade diesen als Beispiel an, seine Anschauungen zu stützen. Und in der That, wenn man wie dieser Autor (p. 5) findet, dass derselbe »in stets gleicher Weise« von den hintersten Halsnerven zusammengesetzt ist, mag nun die Halswirbelsäule aus 12 (bei Singvögeln) oder aus 25 Wirbeln (beim Schwan) bestehen, so liegt es sehr nahe, auf den Gedanken zu kommen, dass nicht eine Verschiebung und Umbildung des Plexus, sondern eine Ein- oder Ausschaltung vor demselben gelegener Halssegmente hier vorliegen möge. IHERING vertritt denn auch diese Ansicht mit aller Bestimmtheit (p. 119 f.). Der Plexus brachialis ist ihm eine constante Bildung und danach hat die verschiedene Länge der Halswirbelsäule ihren Grund in Einschaltungen und Ausschaltungen ganzer Segmente in dem präbrachialen Abschnitte der Halswirbelsäule. Es handelt sich also auch hier — in Ermangelung irgend welcher directen Beobachtung für eine wirklich stattfindende Ein- oder Ausschaltung der Segmente — um eine indirecte Ableitung dieses Vorganges aus dem Verhalten des Plexus brachialis.

Somit wird für IHERING der Nachweis, dass der Plexus in stets gleicher Weise von den hintersten Halsnerven gebildet sei, zur Cardinalaufgabe; mit dem Gelingen oder Nichtgelingen der Lösung derselben steht oder fällt, bis nicht directe Nachweise erbracht werden, die Folgerung einer Inter- oder Excalation präbrachialer Halssegmente.

IHERING's daraufhin gerichtete Untersuchungen erstrecken sich über eine Anzahl Vögel [1]), von denen auch einzelne in doppelten Exemplaren beobachtet wurden. Diesen zufolge wird der Plexus brachialis in der überwiegenden Mehrzahl der Fälle aus vier Wurzeln zusammengesetzt, welche distal entweder mit dem letzten (Gruppe A

[1]) Podiceps minor, Ardea cinerea, Columba livia, Falco subbuteo, Astur palumbarius, Picus major (2 Exemplare), Upupa epops, Alauda arvensis, Lanius rufus, Fringilla carduelis, Fringilla cannabina, Emberizza citrinella (2 Exemplare), Pica caudata.

Digitized by Google

oder mit dem vorletzten Cervicalnerven (Gruppe B) abschliessen; letztere Differenz, die übrigens auch keine grössere systematische Bedeutung besitzt, beruht, wie IHERING ausführt, nur auf einer Umbildung des ersten Brust- resp. des letzten Halswirbels und kann deshalb die Constanz des Plexus nicht beeinträchtigen, eine Folgerung, hinsichtlich deren ein Jeder mit IHERING einverstanden sein wird. Zu diesen vier Wurzeln kann sich aber auch eine fünfte entweder proximale (Podiceps minor) oder distale (Fringilla cannabina, Picus major, Astur palumbarius, Falco subbuteo) zugesellen. Durch dieses Verhalten wird natürlich die Lehre von der gleichen Zusammensetzung des Plexus brachialis der Vögel erheblich alterirt; namentlich aber zeigt die fünfte distale Wurzel eine derartige Häufigkeit des Auftretens (circa 30 % der untersuchten Thiere), dass eine Erklärung dieses abweichenden Befundes für IHERING wohl eine Nothwendigkeit gewesen wäre. Leider wird diese Erklärung nicht gegeben[1]) und der Leser ist auch nicht im Stande, sie nach den von IHERING allgemein aufgestellten Ansichten über die Einschaltung der Rumpf- oder Nervensegmente zu ergänzen, da es sich ja hinsichtlich dieser fünften Wurzel nicht um einen ganzen Spinalnerv, sondern nur um einen von der ventralen Wurzel desselben abgehenden Fasercomplex handelt. Dazu kommt noch ein weiterer Umstand. Nach den oben (pag. 343 f.) gegebenen Ausführungen kann jeder Nerv in Correlation zu der verschiedenen Entwicklung seines Endorgans aus einer geringeren oder grösseren Anzahl von Fasern bestehen, d. h. dünner oder dicker sein. Da nun die Plexus sich aus solchen variabeln Nerven zusammensetzen, so werden auch ihre Wurzeln eine recht verschiedene relative Stärke darbieten können. Hiernach werden zwei beliebige zu vergleichende Plexus brachiales der Vögel, auch wenn sie beide aus je vier Wurzeln hervorgehen, doch in sehr verschiedener Weise zusammengesetzt sein, wenn ihre Wurzeln von einer verschiedenen relativen Dicke sind, — denn es ist klar, dass ein Plexus, dessen erste Wurzel stärker als die vierte und dessen zweite dicker als die dritte ist, sich wesentlich unterscheidet von einem anderen, dessen erste resp. zweite Wurzel schwächer ist als die vierte resp. dritte Wurzel. Es ist so-

[1]) IHERING bezeichnet diese fünfte Wurzel als accessorische Anastomose, wie sie auch bei manchen Reptilien beobachtet wird, und fährt (pag. 120) fort: »von dieser accessorischen Anastomose sehen wir hier zunächst ab und lassen daher den Plexus seinen Abschluss finden in dem zweiten hinter dem primären Brachialnerven folgenden Spinalnerven.«

Digitized by Google

mit die relative Dicke der Wurzeln des Plexus ein unerlässliches Moment für die Beurtheilung der Constanz oder Variabilität desselben. Leider ist auch dieses Moment von IHERING nicht berührt worden.

Wir sehen also, dass sowohl hinsichtlich der Zahl, als auch hinsichtlich der relativen Stärke der Wurzeln die behauptete Gleichheit der Plexus brachiales der Vögel zum Wenigsten noch unaufgeklärte Lücken darbietet. Nun ist aber selbstverständlich die Erkenntniss des Plexus mit der Kenntniss seiner Wurzeln nicht erschöpft. Zum Mindesten von derselben Wichtigkeit wie die letztere ist die genauere Kenntniss der aus dem Plexus hervorgehenden Nervenäste, insbesondere die Zusammensetzung derselben aus Elementen dieses oder jenes Spinalnerven. IHERING's Darstellung des Plexus brachialis der Vögel lässt indessen auch hinsichtlich dieser Nervenäste jede Beschreibung vermissen; lediglich eine mehr als schematische[1]) Abbildung (Fig. 21 u. 22 p. 121) ist beigegeben, aus der eine richtige Erkenntniss der bezüglichen Verhältnisse zu gewinnen unmöglich ist.

Mir scheint sonach, dass die betreffenden Untersuchungen sich nicht genügend und auch nicht einmal günstig erweisen, um darauf eine stets gleiche Bildung des Plexus brachialis der Vögel aus den letzten Halsnerven zu begründen.

Indem ich mich jetzt zu meinen Beobachtungen an dem Plexus brachialis der Vögel wende, ist zuvörderst zu bemerken, dass ich in Folgendem aus einer grösseren (sich über circa 100 Vogelplexus erstreckenden) Untersuchungsreihe nur eine beschränkte Auswahl gebe, welche solche Thiere umfasst, die wegen ihrer Häufigkeit in mehreren Exemplaren derselben Species untersucht werden konnten. Es sind dies Garrulus glandarius, Picus viridis, Columba livia (var. domestica), Gallus domesticus und Anser cinereus (var. domestica)[2].

---

[1]) Auf derselben fehlt einerseits, abgesehen von drei unbenannten Zweigen, jede Andeutung der Nn. thoracici superiores, subscapulares, latissimus dorsi, cutaneus brachii superior, coraco-brachialis internus, pectoralis, cutaneus brachii inferior und sterno-coracoideus, andererseits findet sich darauf die Bezeichnung eines N. ulnaris und N. medianus, von denen wahrscheinlich der eine in Wirklichkeit den N. pectoralis, der andere den N. brachialis longus inferior, d. h. den Repräsentanten der Hauptheile des N. ulnaris + medianus darstellt.

[2]) Von den untersuchten Thieren verdanke ich drei wohlerhaltene Gänseembryonen der Güte des Herrn Professor W. MÜLLER, das ganze übrige Material der des Herrn Professor C. GEGENBAUR.

Digitized by Google

Bei diesen war es leicht, die individuellen Variirungen des Plexus brachialis nachzuweisen und, was besonders wichtig, in ihren graduellen Unterschieden zu definiren. Dieser Nachweis erschien mir einfacher, unmittelbarer und darum auch überzeugungsfähiger, als wenn ich durch Vergleichung einer grossen Anzahl von verschiedenen Species und Gattungen einen schwerfälligen vergleichend-anatomischen Apparat vorgeführt hätte. Zudem erlaubt die leichte Beschaffung des bezüglichen Materials Jedermann, die von mir erhaltenen Resultate auf ihre Richtigkeit zu prüfen resp. die erhaltenen Reihen zu vervollständigen.

Da trotz mancher trefflichen Angaben eine genauere Beschreibung des Plexus brachialis der Vögel, auf die ich mich hier beziehen könnte, meines Wissens in der Literatur nicht existirt, so möge eine kurze Aufführung der aus dem Plexus hervorgehenden Nerven [1] am Platze sein, bevor ich auf das speciellere Verhalten derselben bei den oben angeführten Thieren eingehe.

Wie bei den anderen pentadactylen Wirbelthieren bilden die ventralen Aeste einer Anzahl auf einander folgender Spinalnerven die Wurzeln des Plexus brachialis. Diese Aeste geben zunächst, bald nach ihrer Trennung von den dorsalen Aesten, mehr oder minder feine Seitenzweige (*sc*, *ic*) ab, welche sich von ihrer dorsalen oder distalen Circumferenz ablösen und sich nach kurzem Verlaufe in der hypaxonischen und ventralen Rumpfmuskulatur (insbesondere den Mm. scaleni inferiores und intercostales) [2] verbreiten; diese Rumpfzweige treten namentlich in der Mitte des Plexus gegen die für die Extremität bestimmten Nerven ganz in den Hintergrund, während ihre Homodyname ausserhalb des Plexus einen wesentlichen Theil der ventralen Aeste der Spinalnerven ausmachen. Auf den beigegebenen Figuren sind sie, weil nicht eigentlich zum Extremitäten-Plexus gehörig, nicht immer abgebildet [3].

Was nach Abgabe dieser Zweige von den ventralen Aesten überbleibt, also die überwiegende Masse derselben, bildet den

---

[1] Diese Aufführung nimmt zunächst nur auf die Verhältnisse des Plexus der oben angeführten Thiere Bezug, hat aber auch, im Wesentlichen wenigstens, überhaupt für den Vogelplexus Gültigkeit.

[2] Auf Knochen- und Gelenknerven etc. ist hierbei keine Rücksicht genommen.

[3] Auch der Grenzstrang des Sympathicus, sowie die Rr. communicantes desselben mit den Wurzeln des Plexus sind der Vereinfachung der Abbildungen wegen weggelassen.

Digitized by Google

Plexus brachialis und lässt die Extremitätennerven im weiteren Sinne hervorgehen. Diese können, ebenso wie bei den Amphibien und Reptilien, in die Gruppen der Nn. thoracici superiores, Nn. brachiales superiores, Nn. brachiales inferiores und Nn. thoracici inferiores eingetheilt werden.

A) Die Nn. thoracici superiores (auf den Abbildungen schwarz dargestellt) zweigen sich am frühesten unter allen Extremitätennerven (bald nach oder auch gleichzeitig mit der Abgabe der erwähnten Rumpfzweige) von den Wurzeln des Plexus, und zwar von der dorsalen Circumferenz derselben ab, um — in der Regel unter Bildung eines besonderen von dem Hauptplexus dorsal befindlichen kleineren Plexus — zu der vom Rumpfe zum Schultergürtel erstreckten dorsalen Muskulatur zu gehen. Ihre Endzweige verbreiten sich theils in den beiden Mm. rhomboides (Cucullaris und Rhomboideus der Autoren), theils in dem Muskelbündelcomplex, der zum kleineren Theile dem M. levator scapulae, zum grösseren dem M. serratus magnus zu homologisiren ist; man kann danach Nn. rhomboidei (*rh*) und Nn. serrati (*sr*) unterscheiden.

B) Die Nn. brachiales superiores (auf den Figuren grau dargestellt) bilden gemeinsam mit den Nn. brachiales inferiores und thoracici inferiores den Hauptplexus und gehen, nachdem sie sich von diesen losgelöst haben, zu den dorsalen Muskeln der vorderen Extremität im engeren Sinne, sowie zu der entsprechenden dorsalen Hautstrecke derselben. Es sind folgende:

a) Nn. subscapulares (subcoracoscapulares) (*sbsc*). Zwei oder mitunter auch drei sich abzweigende Nerven zu den Mm. subscapulares s. subcoracoscapulares (Subscapularis, Teres major und Infraspinatus der Autoren).

b) N. deltoideus s. axillaris (*ax*). Später, vom N. brachialis longus superior abgehender Nerv zu dem M. deltoides (resp. Mm. deltoides) und dem von diesem abgegebenen Antheile des M. tensor patagii anterioris, sowie zu der bezüglichen dorsalen Hautstrecke des Oberarms.

c) N. latissimus dorsi s. Nn. latissimi dorsi (*ld*). Ein oder seltener zwei Nerven, welche meist etwas früher als der N. axillaris vom Stamme abgehen und die Mm. latissimi dorsi, sowie die von diesen an den M. tensor patagii posterioris aberrirenden Fasern innerviren.

d) N. brachialis longus superior s. radialis (*brs*). Haupt-

Digitized by Google

stamm der dorsalen Nerven, der die Streckmuskulatur des Oberarms durchsetzt, wobei er sie durch Rr. anconaei (*a*) versorgt, und hierauf sich in den dorsalen Muskeln und der dorsalen Hautstrecke des Vorderarms etc. verzweigt.

e) N. cutaneus brachii superior (*cs*). In der Regel sehr früh vom Plexus abgehender und vielleicht auch ventrale Fasern enthaltender Hautnerv für den medialen Bereich der Streckseite des Oberarms und des Anfangs des Vorderarms.

C) Die Nn. brachiales inferiores (auf den Abbildungen weiss dargestellt) bilden den Haupttheil der ventral vom Plexus abgehenden Zweige und versorgen die ventrale Muskulatur der vorderen Extremität im engeren Sinne, sowie die entsprechende ventrale Hautstrecke. Sie sind:

a) N. supracoracoideus (*spc*). Sehr früh, in der Regel noch vor den Nn. subscapulares von dem proximalen (vorderen) Theile des Hauptplexus abgehender Nerv, der auf besonderem Wege durch das Foramen resp. die Incisura coracoidea oder die Membrana coraco-clavicularis zu dem M. supracoracoideus (Pectoralis II. oder III. der Autoren, Subclavius Rolleston's) gelangt und diesen innervirt.

b) N. coraco-brachialis internus (*cbri*). Von dem distalen (hinteren) Theile des Plexus sich abzweigender Ast, der direct an die Innenfläche des M. coraco-brachialis internus (Coraco-brachialis longus s. Pectoralis III. s. Pectoralis minor der Autoren) gehend, diesen Muskel versorgt.

c) N. pectoralis (Nn. pectorales) (*p*). Ein gleich in zwei (resp. drei) getheilter oder zwei (bei den Carinaten sehr kräftige) Nerven, welche gleich auf den vorhergehenden Nerven folgend sich von dem Plexus ablösen und in dem M. pectoralis incl. den zum M. tensor patagii anterioris tretenden Bündeln desselben sich verbreiten.

d) N. brachialis longus inferior (*bri*). Hauptast der ventralen Nerven. Er geht zur ventralen Seite des Oberarms, wobei er den Mm. coraco-brachialis externus (Coraco-brachialis brevis Aut.), biceps und brachialis inferior eine Anzahl Rr. musculares (*cbe* für den ersten, *b* für den zweiten Muskel) abgiebt, und gelangt hierauf an die ventrale Seite des Vorderarms und der Hand, deren entsprechende ventrale Muskulatur und Haut er versorgt.

Digitized by Google

e) N. cutaneus brachii inferior (*ci*). Ganz distal (hinten) von dem Hauptplexus abgehender Hautnerv, der in der Nähe vom N. cutaneus brachii superior verlaufend sich an der Haut der medialen Seite des Oberarms und des proximalen Theiles des Vorderarms verzweigt.

D) Die Nn. thoracici inferiores (auf den Abbildungen weiss dargestellt), werden vertreten durch den feinen N. sternocoracoideus (*stc*), der neben (oder gemeinsam mit) dem N. supracoracoideus sich von dem Hauptplexus ablöst und zu dem M. sternocoracoideus (resp. Mm. sternocoracoidei) geht, in dem er sich mit mehreren Zweigen verbreitet.

Es bleibt jetzt das speciellere Verhalten der oben angeführten Plexus brachiales zu betrachten.

1. Garrulus glandarius.

(Taf. XXI Fig. 10—13.)

Von Garrulus glandarius wurden vier Exemplare, *A*, *B*, *C* und *D* untersucht. Fig. 10 gibt den linksseitigen Plexus von *A*, Fig. 11 den von *B*, Fig. 12 den von *C* und Fig. 13 den von *D* wieder[1]). Bei allen Individuen gehen in die Bildung des Plexus brachialis (incl. Nn. thoracici superiores) sowohl rechter- als linkerseits die ventralen Aeste des 11.—15. Spinalnerven (XI—XV) ein. Insofern zeigt der Plexus sowohl nach Anzahl seiner Wurzeln, als nach Lage eine Constanz, die, auch im Sinne IHERING's, die Annahme einer Ein- oder Ausschaltung von Rumpfsegmenten oder ganzen Spinalnerven von vornherein unnöthig macht und zugleich ausschliesst.

Nichts destoweniger sind die Plexus nicht gleich gebildet: im Gegentheil bieten die einzelnen Plexus innerhalb dieser allgemeinen Uebereinstimmung eine Reihe von sehr merkbaren Differenzen, von denen die folgenden in Kürze hervorgehoben werden mögen:

1) Wurzeln des Plexus brachialis (excl. Nn. thoracici superiores). Beachtet man lediglich den Theil des Plexus, den ich als Hauptplexus bezeichnete und aus dem die Nn. brachiales superiores und inferiores sowie der N. thoracicus inferior her-

[1]) Sämmtliche Figuren geben, der Uebereinstimmung mit den andern Abbildungen wegen, das (rechtsseitige) Spiegelbild des in natura linksseitigen Plexus.

Digitized by Google

vorgehen, so ergibt sich die folgende Betheiligung der Wurzeln für die rechtsseitigen (r) und linksseitigen (l) Plexus der Individuen:

A. r:		XII.	XIII.	XIV.	XV.	
l:	XI.	XII.	XIII.	XIV.	XV.	(Fig. 10)
B. r:		XII.	XIII.	XIV.	XV.	
l:	XI.	XII.	XIII.	XIV.	XV.	(Fig. 11)
C. r:		XII.	XIII.	XIV.	XV.	
l:	XI.	XII.	XIII.	XIV.	XV.	(Fig. 12)
D. r:		XII.	XIII.	XIV.	XV.	
l:		XII.	XIII.	XIV.	XV.	(Fig. 13).

Die Stärke der einzelnen Wurzeln verhält sich hierbei folgendermassen:

XI. Wo vorhanden ein sehr feiner Ast, und zwar bei $A.\ l \geqq B.\ l > C.\ l$[1]; bei *A. l* und *B. l* die Ansa noch mit dem Stamm von XII bildend, bei *C. l* lediglich dem N. supracoracoideus (*spc*) sich anschliessend. An den übrigen Plexus ganz fehlend.

XII. Mittelstarke Wurzel, stets grösser als XI, stets kleiner als XIII oder XIV. Von *A* bis *D* successive abnehmend. Bei *A, B, C* $>$ XV, bei $D \leqq$ XV.

XIII. Kräftige und ziemlich constante Wurzel. Bei *A, B, C* $\geqq$ XIV, bei $D =$ XIV.

XIV. Kräftige Wurzel, cf. übrigens XIII.

XV. Ziemlich schwache bis mittelstarke Wurzel, stets dünner als XIII oder XIV. Von *A* bis *D* successive zunehmend, cf. XII. Bei *A* zugleich den N. intercostalis XIV (Fig. 10 *ic*) verstärkend, bei *B, C* und *D* dorsal von diesem vorbeiziehend und lediglich mit dem für die Extremität bestimmten Antheile von XIV sich verbindend, hierbei zugleich mit wachsender Dicke sich immer peripherer an diesen anlegend.

2) Nn. thoracici superiores. Dieselben werden bei allen vier Individuen von XI, XII und XIII gebildet; doch ist die Betheiligung dieser eine verschiedene, indem im Allgemeinen von *A* bis *D* die Grösse der von XI abstammenden Wurzel abnimmt, hingegen die der von XIII abgegebenen zunimmt. Im Speciellen haben Antheil an der Bildung:

---

[1]) Es bezeichnen hier und im Folgenden: $=$ gleich oder ungefähr gleich, $>$ grösser, $<$ kleiner, $\geqq$ wenig grösser, $\leqq$ wenig kleiner, $>>$ viel grösser, $<<$ viel kleiner.

Digitized by Google

der Nn. rhomboidei (*rh*): XI und XII, und zwar XII von *A* bis *D* in zunehmendem Maasse,

der Nn. serrati profundi (*srpr*): XI und XII bei *A*, XII bei *B* und *C*, XII und XIII (minimales Fädchen) bei *D*,

des N. serratus superficialis (*srsp*): XII und XIII bei *A* bis *D*, und zwar XIII bei *A* als minimales Fädchen $<$ XII, bei *B* und *C* $=$ XII, bei *D* $\geqq$ XII.

3) N. supracoracoideus (*spc*). Setzt sich zusammen bei *A. l* (Fig. 10), *B. l* (Fig. 11) und *C. l* (Fig. 12) aus Fasern von XI und XII, wobei XI successive an Stärke abnimmt, bei *A. r*, *B. r* und *C. r* aus Fasern von XII, bei *D* aus Fasern von XII und XIII.

4) Nn. pectorales (*p*) und brachialis longus inferior *bri*) bei *A*—*C* von XII, XIII, XIV, XV abgegeben, bei *D* von XIII, XIV, XV etc.

In ähnlicher Weise variiren die Antheile an der Bildung der anderen aus dem Plexus hervorgehenden Nerven. Ich verzichte indessen auf eine Aufzählung dieser Verhältnisse und verweise auf die beigegebenen Figuren, die über einige dieser Beziehungen Aufklärung geben können.

Beachtungswerth erschien das Verhalten des Skeletsystems im Bereiche des Plexus, insbesondere die Ausbildung der betreffenden beweglichen Rippen. Eine Messung der Rippenlängen bei den Individuen *A*—*D* rechter- und linkerseits zeigt eine unzweideutige Variirung derselben, über deren Detail die folgende Tabelle Aufschluss geben möge:

	Länge der Rippe des 13. Wirbels in mm.	Länge der Rippe des 14. Wirbels in mm.	Länge der Rippe (excl. Sternocostalleiste) des 15. Wirbels in mm.
A. r.	5	18½	24½
l.	7	20½	26
B. r.	5	19	23½
l.	5½	19½	24
C. r.	4½	16½	23
l.	7	19	23¾
D. r.	3½	17¼	22
l.	3½	16½	23

Digitized by Google

Die Rippen des 13. und 14. Wirbels erreichen nicht das Sternum, sie sind prästernale Rippen (*Cpr*$_1$ und *Cpr*$_2$). Charakteristisch ist die Gestalt der besonders kurzen Formen der Rippen des 13. Wirbels, wie sie bei *B. r*, *C. r* und *D* zur Beobachtung kommt: hier zeigen die Rippen nicht die gewöhnliche Gestalt prästernaler Rippen mit Verjüngung und Zuspitzung an der Peripherie, sondern eine blättchenartige Verbreiterung des dünnen peripheren Endes.

Die Rippen des 15. Wirbels sind mit alleiniger Ausnahme von *D. r* Sternalrippen (*Cst*$_1$); bei *D. r* trägt die Rippe anstatt der sonst wohl entwickelten Sternocostalleisten (sternale Theile der Rippen) ein rudimentäres $3^1/_4$ mm langes Knorpelstück, das aber nicht bis zum Sternum reicht.

Bei Vergleichung der in der Tabelle gegebenen Beziehungen der Rippen mit den oben mitgetheilten Verhältnissen des Plexus brachialis ist eine gewisse beschränkte Correlation beider leicht zu erkennen: Mit einer mehr proximalen Ausbildung des Plexus (wie z. B. bei *A. l*, *B. l*, und *C. l*) coincidirt eine grössere Länge der ersten beweglichen Rippen, mit einer mehr distalen Entwicklung des Plexus (wie bei den übrigen, namentlich bei *D*) eine geringere Länge der betreffenden Rippen (resp. eine Aufgabe ihrer sternalen Beziehungen wie bei *D. r*). Selbstverständlich ist diese Correlation nicht eine mathematisch genaue und ausschliessliche. Mannigfache kleinere Abweichungen zeigen vielmehr, dass die Umbildung des Plexus brachialis und die Umbildung der bezüglichen Rippen allerdings von dem gleichen hauptsächlichen Causalmoment regiert werden, dass aber hierbei noch die Nebenwirkung (und Gegenwirkung) anderer (zunächst nicht präcisirter) Factoren in Frage kommt, welche diese Abweichungen geringeren Grades bedingt.

2. Picus viridis.

(Taf. XXI Fig. 8 und 9.)

Von Picus viridis wurden drei Exemplare, *A*, *B*, *C*, untersucht. Fig. 8 gibt die Abbildung des linksseitigen Plexus von *A* (im Spiegelbilde), Fig. 9 die des rechtsseitigen Plexus von *C*.

Die Abweichungen der verschiedenen Plexus von einander sind geringgradiger, als bei Garrulus zur Beobachtung kam. Bei allen Individuen gehen in die Bildung des Plexus die ventralen Aeste des

Digitized by Google

11. — 15. Spinalnerven (XI — XV) ein[1]; und zwar ist es sowohl der ganze Plexus (incl. der Nn. thoracici superiores) als auch der Hauptplexus (excl. dieser Nerven), an dessen Zusammensetzung sie sich sämmtlich betheiligen.

Zeigt sonach die Anzahl der Wurzeln eine vollkommene Uebereinstimmung, so sind doch Variirungen hinsichtlich der Stärke derselben, d. h. hinsichtlich der Summe der sie zusammensetzenden Nervenfasern, gegeben. Und zwar findet man:

XI. Mässig stark, stets $<$ XII oder XIII. Von *A* bis *C* an Grösse abnehmend: bei *A* (Fig. 8) = XIV, $>>$ XV; bei *B* $<$ XIV, $>$ XV; bei *C* (Fig. 9) $<$ XIV, $\geqq$ XV.

XII. Stark, stets $>$ XI oder XV. Von *A* bis *C* ebenfalls an Grösse abnehmend: bei *A* $\leqq$ XIII, $>>$ XIV; bei *B* $<$ XIII, $>$ XIV; bei *C* $<<$ XIII, $\leqq$ XIV.

XIII. Stärkste Wurzel des Plexus; bei allen drei Individuen ohne merklichere Veränderung.

XIV. Mittelstark, stets $<$ XIII, $>$ XV. Von *A* bis *C* an Grösse zunehmend: bei *A* = XI, $<<$ XII; bei *B* $>$ XI, $<$ XII; bei *C* $\leqq$ XI, $\geqq$ XII.

XV. Schwächste Wurzel des Plexus. Ebenfalls von *A* bis *C* an Grösse zunehmend: bei *A* $<<$ XI; bei *B* $<$ XI; bei *C* $\leqq$ XI. Bei *A* grösstentheils in den von XIV abgegebenen N. intercostalis (*ic*) eingehend, bei *B* zu ungefähr gleichen Theilen in diesen und den zum Hauptplexus gehenden Stamm, bei *C* zum weitaus grössten Theile in den letzteren.

Hinsichtlich der Betheiligung der Wurzeln an der Bildung der einzelnen aus dem Plexus hervorgehenden Nerven ist ebenfalls eine geringere Variirung als bei Garrulus zu constatiren; dass diese jedoch stattfindet, zeigt ein Blick auf die Fig. 8 und 9; namentlich fällt die verschiedene Stärke der von XII zu den Nn. pectorales, brachialis longus inferior etc. abgegebenen Zweige auf.

Die Länge der beweglichen prästernalen Rippen sowie der ersten Sternalrippe zeigt auch nur geringere Schwankungen. Die prästernale Rippe des 13. Wirbels (*Cpr*$_1$) maass 7$^1/_2$—8 mm, die des 14. Wirbels (*Cpr*$_2$) 14 — 14$^1/_2$ mm, die dem 15. Wirbel angehörige erste Sternalrippe (*Cst*$_1$) excl. Sternocostalleiste 19—20 mm; eine strenge Correlation dieser verschiedenen Längen zu der Umbildung des Plexus war nicht vorhanden.

---

[1]) Ebenso nach Ihering bei Picus major.

Digitized by Google

3. Columba livia (var. domestica).

(Taf. XXI Fig. 1—7.)

Von Columba livia (var. domestica) wurden fünf Exemplare, *A*, *B*, *C*, *D* und *E*, untersucht; *A*—*D* waren jugendlichere Thiere. *E* ein älteres Individuum. Fig. 1 bildet den rechtsseitigen Plexus von *A* ab, Fig. 2 den linksseitigen von *B* (im Spiegelbilde), Fig. 3 den rechtsseitigen von *C*, Fig. 4 den rechtsseitigen von *B*, Fig. 5 den rechtsseitigen von *D*. Fig. 6 den linksseitigen von *E* (im Spiegelbilde) und Fig. 7 den rechtsseitigen von *E*.

Die Plexus der untersuchten Individuen zeigen Abweichungen von einander, welche die der entsprechenden Bildungen von Garrulus und Picus in hohem Maasse übertreffen.

Dies gilt in erster Linie für die Anzahl der ventralen Aeste der Spinalnerven, welche in die Bildung des ganzen Plexus (incl. der Nn. thoracici superiores) eingehen. An dieser Bildung können sich die Spinalnerven vom 10. bis zum 15. betheiligen; wie verschieden aber diese Antheilnahme stattfindet, ergeben die folgenden Zahlen:

A. *r* :	X.	XI.	XII.	XIII.	XIV.	XV.	(Fig. 1)
l :	X.	XI.	XII.	XIII.	XIV.	XV.	
B. *r* :		XI.	XII.	XIII.	XIV.	XV.	(Fig. 4)
l :	X.	XI.	XII.	XIII.	XIV.	XV.	(Fig. 2)
C. *r* :		XI.	XII.	XIII.	XIV.		(Fig. 3)
l :		XI.	XII.	XIII.	XIV.		
D. *r* :		XI.	XII.	XIII.	XIV.	XV.	(Fig. 5)
l :		XI.	XII.	XIII.	XIV.	XV.	
E. *r* :		XI.	XII.	XIII.	XIV.	XV.	(Fig. 7)
l :		XI.	XII.	XIII.	XIV.	XV.	(Fig. 6).

Noch grösser werden diese Verschiedenheiten hinsichtlich der Zusammensetzung des Hauptplexus (excl. der Nn. thoracici superiores), wo folgende Verhältnisse gefunden wurden:

A. *r* :	X.	XI.	XII.	XIII.	XIV.	XV.	(Fig. 1)
l :	X.	XI.	XII.	XIII.	XIV.	XV.	
B. *r* :		XI.	XII.	XIII.	XIV.	XV.	(Fig. 4)
l :	X.	XI.	XII.	XIII.	XIV.	XV.	(Fig. 2)
C. *r* :		XI.	XII.	XIII.	XIV.		(Fig. 3)
l :		XI.	XII.	XIII.	XIV.		

Digitized by Google

D. r:	XI. XII. XIII. XIV. XV.	(Fig. 5)
l:	XI. XII. XIII. XIV. XV.	
E. r:	XII. XIII. XIV. XV.	(Fig. 7)
l:	XI. XII. XIII. XIV. XV.	(Fig. 6).

Es setzen sich sonach die untersuchten Hauptplexus aus Antheilen bald von vier (XI—XIV oder XII—XV), bald von fünf (XI bis XV), bald von sechs Spinalnerven (X—XV) zusammen[1]), wobei die Zahl der Wurzeln auf beiden Seiten desselben Individuums verschieden sein kann.

Die Stärke der einzelnen Wurzeln des Plexus zeigt demgemäss ganz ausserordentliche Variirungen. Es wurden in dieser Hinsicht folgende Verhältnisse gefunden:

X. Nur bei *A. r* (Fig. 1), *A. l* und *B. l* (Fig. 2) als ganz feiner Ast vorhanden, und zwar in abnehmender Grösse von *A. r* bis zu *A. l* (*A. r* $\geqq$ *B. l* $\geqq$ *A. l*). Das Verhalten bei *A. l*, wo diese Wurzel nur aus wenigen Nervenfasern besteht, leitet über zu den übrigen Fällen, wo sie ganz verkümmert ist und der 10. Spinalnerv lediglich Zweige für den Rumpf abgibt, also ganz aus dem Plexus ausgeschieden ist.

XI. Bei allen untersuchten Individuen vorhanden, aber in den verschiedensten Graden der Ausbildung. Von *A* bis *E* an Grösse abnehmend, und zwar in folgender Reihe: *A. r* (Fig. 1) $\geqq$ *A. l* $>$ *B. l* (Fig. 2) $\geqq$ *B. r* (Fig. 4) $=$ *C. r* (Fig. 3) $=$ *C. l* $>$ *D. r* (Fig. 5) $=$ *D. l* $>$ *E. l* (Fig. 6) $>$ *E. r* (Fig. 7). Bei *A*, *B*, *C* und *D* (Fig. 1—5), abgesehen von den Zweigen für die Nn. thoracici superiores, mit XII eine Ansa des Hauptplexus bildend; bei *E. l* (Fig. 6) anstatt dem Stamme XII sich nur dem N. supracoracoideus (*spc*) anschliessend; bei *E. r* (Fig. 7) ohne Beziehung zu dem Hauptplexus, nur für die Nn. thoracici superiores Nervenfasern abgebend. — Stets schwächer als XII und XIII, jedoch in ganz schwankenden Grösseverhältnissen zu XIV und XV, welche folgendermassen gefunden wurden:

[1]) Das von Ihering untersuchte Exemplar von Columba livia zeigte eine Zusammensetzung des Plexus aus vier Wurzeln (XII—XV). Nach den kurzen Angaben dieses Autors ist nicht zu entscheiden, ob damit der Plexus excl. oder incl. der Nn. thoracici superiores gemeint ist; für den letzteren Fall würde das bezügliche Exemplar eine noch distaler gerückte Entwicklung zeigen als mein Exemplar *E*.

Digitized by Google

XI $>$ XIV bei *A. r*
XI $\geqq$ XIV bei *A. l*
XI $\leqq$ XIV bei *C*
XI $<$ XIV bei *B*
XI $<<$ XIV bei *D* und *E*

und ferner:

XI $>>$ XV bei *A* und *B. l*
XI $>$ XV bei *B. r*
XI $=$ XV bei *D*
XI $<$ XV bei *E.*

Selbstverständlich sind diese Schwankungen nicht allein durch die Grösseabnahme von XI von *A* bis *E*, sondern auch durch die gleichzeitige Zunahme von XIV und XV bedingt[1]).

XII. Ziemlich kräftige und wenig veränderliche Wurzel des Plexus, die indessen auch von *A* bis *E* eine, wenn schon nicht beträchtliche, Abnahme ihrer Grösse darbietet, und zwar in der Reihe: $A > B = C = D > E$. — Die Beziehungen zu XIII, XIV und XV wurden in folgender Weise gefunden:

XII $\geqq$ XIII bei *A. r*
XII $=$ XIII bei *A. l*
XII $\leqq$ XIII bei *B* und *D*
XII $<$ XIII bei *C* und *E*

ferner:

XII $>>$ XIV bei *A*
XII $>$ XIV bei *C*
XII $=$ XIV bei *B* und *D*
XII $<$ XIV bei *E*

und endlich:

XII $>>$ XV bei *A* und *B*
XII $>$ XV bei *D*
XII $\geq$ resp. $=$ XV bei *E.*

Weit bemerkenswerthere Differenzen ergibt hier, wie bei der vorhergehenden und der folgenden Wurzel, die verschiedene Faservertheilung an die aus dem Plexus hervorgehenden Nerven, worüber weiter unten.

XIII. In der Regel (ausser bei *A. r*) die stärkste Wurzel des

[1]) Auch individuelle (temporäre) Ernährungs- resp. Functionsschwankungen der Flügel mögen eine gewisse Rolle bei allen diesen Grössedifferenzen der Wurzeln des Plexus spielen; doch entzieht sich ihre Bestimmung der Untersuchung.

Digitized by Google

Plexus und von sehr geringen Grössedifferenzen bei den verschiedenen Individuen, von denen nur *C* (Fig. 3) durch eine besonders stark entwickelte Wurzel XIII hervortritt. — Die Relationen zu den übrigen Nerven, insbesondere zu XIV und XV (die zu XI und XII siehe oben) hängen deshalb weniger von Variirungen von XIII, als von den Grösseschwankungen von XIV und XV ab und zeigen darum einen geringeren Wechsel, als dies bei den Wurzeln XI und XII der Fall war. Es wurde gefunden:

XIII $>$ XIV bei *A* und *C*
XIII $\geqq$ XIV bei *B*, *D* und *E. l*
XIII $=$ XIV bei *E. r*

XV war stets beträchtlich kleiner als XIII.

XIV. Schwächer oder höchstens ebenso stark als XIII. Variabler als letztere, aber eine geringere Veränderlichkeit als die vordersten Wurzeln des Plexus darbietend. Am schwächsten bei *C*, wo zugleich der letzte in den Plexus eingehende Nerv, bei den übrigen von *A* bis *C* in zunehmender Grösse, und zwar in der Reihe: $A < B = D \leqq E$. — Hinsichtlich der Beziehungen zu den vorhergehenden Wurzeln vergleiche diese. Stets grösser als XV.

XV. Letzte Wurzel des Plexus, in der Regel ziemlich schwach; bei *C* fehlend. Im Uebrigen ist auch hier von *A* bis *E* eine, allerdings nicht regelmässige, Zunahme zu constatiren, in der Weise $B.\ l < A.\ r = A.\ l = B.\ r \leqq D.\ r = D.\ l \leqq E.\ r = E.\ l.$ — Die Relationen zu XI—XIV s. bei diesen. — Auch hier kann der Nerv hinsichtlich seines Anschlusses an den Plexus ein verschiedenes Verhalten zeigen, indem er bald als ganz feiner Faden lediglich den N. intercostalis XIV verstärkt (*B. l* Fig. 2), also dem Extremitäten-Plexus nicht direct zuzurechnen ist, bald als etwas stärkerer Nerv sich mit dem Hauptplexus verbindet (*A*, *B. r*, *D*, *E*), wobei, ähnlich wie bei Garrulus, die Stelle seines Anschlusses an diesen mit der grösseren Ausbildung des Nerven immer peripherer rückt.

Die wechselnde Zusammensetzung der wesentlichsten aus dem Plexus hervorgehenden Nerven mögen die folgenden Angaben veranschaulichen:

Digitized by Google

1) Nn. thoracici superiores. Sie werden bei den untersuchten Individuen aus Antheilen bald von X und XI (*A*), bald von X, XI und XII (*B. l*), bald von XI und XII (*B. r, C, D, E*) zusammengesetzt, und zwar in der folgenden, eine von *A* bis *E* distalwärts fortschreitende Entwicklung, darbietenden Reihe:

X < XI : *A* (Fig. 1)
X << XI >> XII : *B. l* (Fig. 2)
XI ≧ XII : *B. r, C* (Fig. 3, 4)
XI = XII : *D* (Fig. 5)
XI < XII : *E* (Fig. 6, 7).

Entsprechend diesen Verhältnissen ordnen sich wiederum die specielleren Beziehungen der in den mannigfachsten Anastomosen zu einander stehenden Nn. rhomboidei (*rh*) und serrati (*sr*), hinsichtlich deren die Abbildungen einige bemerkenswerthere Typen wiedergeben.

2) N. supracoracoideus (*spr*). Für denselben ist eine noch mannigfachere Art der Zusammensetzung zu constatiren, und zwar bald aus X und XI (*A*), bald aus X, XI und XII (*B. l*), bald aus XI und XII (*B. r, C, D, E. l*), bald aus XII allein (*E. r*). Die gegenseitigen Grössebeziehungen sind hierbei die folgenden:

X < XI : *A. r* (Fig. 1)
X << XI : *A. l*
X << XI >> XII : *B. l* (Fig. 2)
XI > XII : *B. r, C* (Fig. 3, 4)
XI = XII : *D* (Fig. 5)
XI << XII : *E. l* (Fig. 6)
XII : *E. r* (Fig. 7).

3) N. thoracicus inferior s. sternocoracoideus (*stc*). Die günstige Lage des Nerven und die ungemeine Selbstständigkeit und Deutlichkeit seiner beiden Wurzeln erlaubt die Grösse derselben mit ziemlicher Genauigkeit abzuschätzen:

XI > XII (2 : 1) : *A* (Fig. 1)
XI ≧ XII (3 : 2) : *B. l* (Fig. 2)
XI = XII (1 : 1) : *B. r* (Fig. 4)
XI ≦ XII (2 : 3) : *C* (Fig. 3)

Digitized by Google

XI < XII (1 : 2) : *D* (Fig. 5)
XII >> XIII (4 : 1) : *E. l* (Fig. 6)
XII > XIII (2 : 1) : *E. r* (Fig. 7).

Also auch hier eine successive nach hinten (distalwärts) fortschreitende Entwicklung resp. Umformung; zu bemerken ist indessen, dass die Reihe nicht in gleichen Abständen sich fortsetzt, sondern dass zwischen *D* und *E* ein grösserer Abstand sich findet, als zwischen *A*, *B*, *C* und *D*. — Auch andere Verhältnisse (s. u. pag. 375 f.) zeigen, dass in der Reihe der untersuchten Thiere zwischen *D* und *E* eine grössere Lücke existirt.

4) Nn. subscapulares (subcoracoscapulares) (*sbsc*). Dieselben zeigen die folgende Verschiebung der Entwicklung nach hinten:

XI < XII : *A*, *B. l* (Fig. 1, 2)
XI << XII : *B. r*, *C* (Fig. 3, 4)
XII : *D* (Fig. 5)
XII > XIII : *E. l* (Fig. 6)
XII = XIII : *E. r* (Fig. 7).

5) Nn. brachialis longus inferior (*bri*) + coraco-brachialis internus (*cbri*) + pectoralis (*p*) + cutaneus brachii inferior (*ci*). Dieser ganze Complex der Nn. brachiales inferiores excl. N. supracoracoideus bildet den distalen Haupttheil der ventralen Masse des Plexus. Für ihn lässt sich ebenfalls eine distalwärts gerichtete Entwicklung nachweisen, welche indessen wegen der besonderen Schwankungen im Verhalten von XV (cf. oben) keine so successive Reihe darstellt, wie dies z. B. bei dem N. sternocoracoideus der Fall war:

XII = XIII > XIV >> XV : *A* (Fig. 1)
XII < XIII > XIV : *C* (Fig. 3)
XII < XIII ≧ XIV : *B. l* (Fig. 2)
XII < XIII ≧ XIV >> XV : *D* (Fig. 5)
XII < XIII = XIV >> XV : *B. r* (Fig. 4)
XII << XIII = XIV > XV : *E. l* (Fig. 6)
XII << XIII ≦ XIV > XV : *E. r* (Fig. 7).

Digitized by Google

6) Nn. brachialis longus superior (*brs*) + axillaris (*ax*) + latissimus dorsi (*ld*). Für diesen Nervencomplex wurde folgende Reihe gefunden:

$$\begin{aligned} XI \ll XII &\geqq XIII \gg XIV : A \text{ (Fig. 1 } b) \\ XII &= XIII \gg XIV : C \text{ (Fig. 3 } b) \\ XII &= XIII > XIV : B.\ l \text{ (Fig. 2 } b) \\ XII &= XIII \geqq XIV : B.\ r \text{ (Fig. 4 } b) \\ XII &= XIII = XIV : D \text{ (Fig. 5 } b) \\ XII &< XIII = XIV : E.\ l \text{ (Fig. 6 } b) \\ XII \ll XIII &= XIV : E.\ r \text{ (Fig. 7 } b)\ ^1). \end{aligned}$$

7) N. cutaneus brachii superior (*cs*). Der Wechsel der Wurzeln lässt sich sehr leicht beobachten und wurde folgendermassen gefunden:

$$\begin{aligned} XIV &: A,\ B.\ l,\ C \text{ (Fig. 1—3)} \\ XIV > XV &: B.\ r \text{ (Fig. 4)} \\ XIV < XV &: D \text{ (Fig. 5)} \\ XV &: E \text{ (Fig. 6, 7).} \end{aligned}$$

Es zeigen also alle aus dem Plexus hervorgehenden Nerven, abgesehen von geringen Schwankungen, successive von *A* bis *E* nach hinten fortschreitende Entwicklungsreihen; ein weiteres Eingehen auf die speciellere Zusammensetzung der einzelnen Nervenzweige, das übrigens entsprechende Resultate liefert, dürfte sich als überflüssig erweisen.

Wenn man diese Reihen unter einander und mit denen des ganzen Plexus oder des Hauptplexus vergleicht, so findet man, dass allerdings sämmtlichen der allgemeinere Modus einer von *A*—*E* distalwärts gerichteten Entwicklung zukommt; zugleich aber bietet jede Reihe im Speciellen soviel Besonderheiten dar, dass die sonst naheliegende Annahme, als ob die Variirungsreihen der einzelnen nur Theilerscheinungen der Variirungsreihen des ganzen Plexus repräsentirten auszuschliessen ist. Folgende aus den vorhergehenden Tabellen ausgewählte Beispiele mögen hierfür genügen:

A) Die Plexus haben eine gleiche Anzahl von Wurzeln, gewisse aus ihnen hervorgehende Nerven sind von verschiedenen Nervenantheilen zusammengesetzt:

---

[1]) Die bezüglichen Figuren bilden z. Th. die Wurzeln bereits vereinigt ab und genügen somit nicht vollständig, um die im Texte angegebenen Verhältnisse zu illustriren.

Digitized by Google

1) Nn. thoracici superiores. Bei *A* und *B. l* besteht der Plexus aus X—XV, die bezüglichen Nn. thoracici supp. setzen sich zusammen bei

A aus X, XI
B. l aus X, XI, XII.

2) N. supracoracoideus. Bei *A* und *B. l* besteht der Plexus aus X—XV, der bezügliche N. supracoracoideus ist gebildet bei

A von X, XI
B. l von X, XI, XII.

3) Nn. brachialis longus inferior etc. etc. Dieser Nervencomplex ist zusammengesetzt bei

A von XII, XIII, XIV, XV
B. l von XII, XIII, XIV.

B) Die Plexus bestehen aus einer ungleichen Anzahl von Wurzeln, gewisse aus ihnen hervorgehende Nerven sind aus der gleichen Wurzelzahl zusammengesetzt:

1) Nn. thoracici superiores. Dieselben sind bei *C*, *D* und *E. r* aus XI, XII gebildet, der Hauptplexus setzt sich dagegen zusammen bei

C aus XI—XIV
D aus XI—XV
E. r aus XII—XV.

2) N. supracoracoideus. Bei *B. r*, *C* und *D* aus XI, XII gebildet; der Plexus dagegen zusammengesetzt bei

B. r, *D* aus XI—XV
C aus XI—XIV.

3) Nn. brachialis longus inferior etc. etc. Bei *B. l* und *C* aus XII—XIV bestehend, der Plexus dagegen gebildet bei

B. l von X—XV
C von XI—XIV.

Daraus folgt die Selbständigkeit der Variirungen der einzelnen Nerven. Nicht aus den Variirungen des ganzen Plexus sind die der einzelnen Nerven zu erklären, sondern vielmehr die letzteren sind die primären Variabeln, aus deren Summirung erst die Variabilität des ganzen Plexus abzuleiten ist. Damit aber ist der Schwerpunkt

Digitized by Google

der Variation an die Peripherie verlegt: nicht das Centrum, d. h. die Rumpfsegmente variiren durch Ein- und Ausschaltung, sondern die Peripherie, d. h. die Extremität verändert unter gleichzeitigem Lagewechsel ihre Elemente und damit auch die sie versorgenden Nervenfasern. Hierfür den Nachweis zu führen, genügt schon ein Vergleich des ganzen Plexus und des Hauptplexus. Kämen die Variirungen durch Ein- oder Ausschaltung von Rumpf- oder Nervensegmenten zu Stande, so würde selbstverständlich der ganze Plexus in seinem proximalen Abschnitte (wo die Nn. thoracici supp. abgehen) ganz in demselben Maasse variiren müssen wie der Hauptplexus. Die Beobachtung zeigt jedoch das Gegentheil. Sie zeigt, dass der Hauptplexus, dessen Nerven fast ausschliesslich die eigentliche Extremität s. str. versorgen, ausgiebiger variirt, als der ganze Plexus, der auch centralere Partien, speciell die an dem Schultergürtel inserirenden Muskeln innervirt. Namentlich die geringeren Grade der Variirung des Plexus, wie sie z. B. Garrulus darbietet, sind hierfür sehr instructiv [1]).

Es wurde auch hier das Verhalten des Rumpfskelets im Bereiche des Plexus berücksichtigt und folgende Grössenverhältnisse der betreffenden beweglichen prästernalen Rippen [2]) gefunden:

---

[1]) Die Vergleichung des ganzen Plexus und des Hauptplexus kann für die Entscheidung gewisser Befunde von fundamentaler Bedeutung werden. In Folge der nach hinten fortschreitenden Variirung kann und wird sogar häufig der Fall eintreten, dass ein Hauptplexus zu Stande kommt, der einem mehr vorn gelegenen überraschend ähnlich ist. So z. B. bei Columba *C. r* (Fig. 3) und *E. r* (Fig. 7); beide Hauptplexus sind hier nahezu gleich gebildet, nur setzt sich *C* aus XI—XIV, *E* aus XII—XV zusammen. Fände man bei einer Untersuchung lediglich diese beiden Plexus, so würde allerdings der Gedanke nahe gelegt, dass beide homolog sind und dass die Differenz durch eine präbrachiale Segmenteinschaltung bei *E* zu erklären ist. Hier zeigt jedoch schon die Vergleichung mit dem Hauptplexus, der bei beiden mit dem 11. Nerven beginnt, dass die erwähnte Annahme nicht zulässig ist, sondern dass es sich bei *E. r* um eine nach hinten gerichtete Umformung handelt, hinsichtlich deren der Hauptplexus schneller vorgeschritten ist als der ganze Plexus. Die Beachtung der den Uebergang vermittelnden Befunde bei *B, D* und *E. l* schliesst übrigens jeden Gedanken an die Einschaltung eines ganzen Segmentes aus.

[2]) Die Länge der sternalen Rippen wurde nicht in jedem speciellen Falle gemessen; im Allgemeinen betrug sie für die sternale Rippe excl. Sternocostalleiste 24 — 28 mm, je nachdem die letzte prästernale Rippe kürzer oder länger war.

Digitized by Google

	Länge der Rippe des 12. Wirbels in mm.	Länge der Rippe des 13. Wirbels in mm.	Länge der Rippe des 14. Wirbels in mm.	Rippe des 15. Wirbels.	Rippe des 16. Wirbels.
A. l	—	18	25	1. Sternal-	2. Sternal-
r	3	20	26	rippe	rippe.
B. l	—	13 3/4	23	1. Sternal-	2. Sternal-
r	—	14 1/2	?[1]	rippe.	rippe.
C. l	—	16	26	1. Sternal-	2. Sternal-
r	—	17	26	rippe.	rippe.
D. l	—	14	22	1. Sternal-	2. Sternal-
r	—	13 1/2	21 1/2	rippe.	rippe.
E. l	—	2	18	?[1]	1. Sternal-
r	—	—	18	23	rippe.

Bei *A. l* und *E. r* ist die Rippe des 12. resp. 13. Wirbels ebenfalls als ein unbedeutendes (2 mm langes) Rudiment vorhanden, aber wie die vorderen Halsrippen fest mit dem Wirbel verwachsen. In der Länge von 2—3 mm ist sowohl bei den unbeweglichen (bei *A. l* und *E. r*) als beweglichen Repräsentanten (bei *A. r* und *E. l*) nur der knöcherne Abschnitt inbegriffen; von diesem aus setzt sich unmittelbar ein Bindegewebsstrang fort, an dem rudimentäre Mm. scaleni resp. intercostales) gerade wie sonst an knöchernen Rippen sich anheften, und der danach einem verkümmerten Rippenstück vergleichbar ist. — Die in der obigen Tabelle gegebene Reihe ist keine gleichmässig continuirliche, indem die Rippenbildungen der jüngeren Individuen *A—D* in näherer Beziehung zu einander stehen als zu denen des älteren Exemplars *E.* Hier existirt eine Lücke in der Untersuchung, die erst durch ein reicheres Material auszufüllen ist. Wie der in dieser Hinsicht mangelhafte Befund vorliegt, könnte allerdings bei der Vergleichung von *A—D* einerseits und *E* andererseits an die Einschaltung eines präbrachialen Segmentes gedacht werden, eine Annahme, die indessen, ganz abgesehen von dem Mangel jedes directen Nachweises, durch das sonstige Verhalten der Plexus widerlegt wird. — Bemerkenswerth ist fernerhin, wie in der Reihe *A*, *B* und *D* successive Stadien repräsentiren, *C* dagegen sich

[1] In den beiden mit ? bezeichneten Fällen (*B. r* und *E. l*) erlaubte eine Verletzung der betreffenden Rippe keine genauere Messung.

Digitized by Google

vor *B* stellt, ein Verhalten, das ziemlich genau der geringeren distalen Ausdehnung des Plexus brachialis von *C* resp. dem Mangel der Wurzel XV desselben entspricht.

Was endlich das Verhalten der die Mm. scaleni (resp. intercostales) innervirenden Rumpfzweige (Nn. scaleni [*sc*] und Nn. intercostales [*ic*]) im Bereiche des Plexus anlangt, so zeigen auch diese (und mit ihnen ihre Endorgane, die Mm. scaleni und intercostales) eine von *A* bis *E* successive nach hinten fortschreitende Entwicklung, die zudem continuirlicher zur Beobachtung kommt, als dies nach den oben mitgetheilten Beziehungen der prästernalen Rippen zu vermuthen gewesen wäre (vergleiche hinsichtlich dieser Verhältnisse Fig. 1—7).

Die mitgetheilten Befunde bei Garrulus glandarius, Picus viridis und Columba livia var. domestica brachten den Nachweis, dass bei verschiedenen Individuen einer Species eine von den niedrigsten bis zu den höchsten Graden wechselnde Anordnung resp. Lagerung des Plexus brachialis zur Beobachtung kommt, welche nicht durch die Annahme einer Ein- und Ausschaltung von Rumpfsegmenten oder von ganzen Spinalnerven erklärt werden kann, welche sich aber auf ein successives Ausscheiden und Eintreten von für die Extremität bestimmten Nervenfasern zurückführen lässt, d. h. als eine metamerische Umbildung des Plexus sich zu erkennen gibt.

In der bisherigen Darstellung hatte ich die einzelnen Plexus so gruppirt, dass ich die Reihe mit dem am meisten proximal entwickelten Plexus beginnen liess und mit dem am meisten distal liegenden schloss. Ich hatte sonach von einer von *A* bis *D* oder *E* distalwärts fortschreitenden Entwicklungsreihe gesprochen, selbstverständlich, ohne damit zu behaupten, dass die als *A* bezeichneten Individuen ein früheres Stadium repräsentirten, als die mit den folgenden Buchstaben benannten[1]). Es war durch einige Befunde allerdings wahrscheinlich gemacht, dass die metamerische Umbildung des Plexus brachialis der Vögel in der Richtung von vorn nach hinten fortschreite; einen directen Nachweis dafür hatte ich indessen noch nicht geliefert.

Diesen zu führen, musste man an die Untersuchung von verschiedenen Entwicklungsstadien derselben Species denken: fand

---

[1]) Auch bei Columba erschien mir die, übrigens gar nicht näher definirte Altersdifferenz des Exemplars *E* gegen die Individuen *A*—*D* nicht gross genug, um in Richtung auf die Entwicklung bezügliche Schlüsse zu machen.

Digitized by Google

man hier bei den jüngeren Individuen eine vorwiegend proximale Entwicklung, bei den älteren eine mehr distale Ausbildung des Plexus, so durfte man daraus schliessen, dass es sich hinsichtlich der verschiedenen Lage nicht um beliebige individuelle Variirungen, sondern um einen wirklich in distaler Richtung vor sich gehenden Umbildungsprocess handele.

Von diesen Gesichtspunkten ausgehend, begann ich die Untersuchung verschiedener Altersstufen derselben Arten (Gallus domesticus und Anser cinereus var. domestica), allerdings mit wenig Zuversicht auf einen schlagenden Erfolg, da ich nicht hoffte, dass die muthmasslich in recht früher phylogenetischer Zeit erworbenen Umbildungen des Plexus sich noch in der ontogenetischen Entwicklung auf sichtbare Weise abspielen würden.

4. Gallus domesticus.

(Taf. XXII Fig. 25—27.)

Das vorliegende Material war ein sehr spärliches, indem nur zwei ältere Embryonen von 8 cm (*A*) und 9 cm Länge (*B*), sowie ein erwachsenes, circa 40 cm langes Exemplar (*C*)[1] untersucht wurden. Der rechtsseitige Plexus von *A* ist in Fig. 25, der linksseitige von *B* in Fig. 26 (Spiegelbild), der linksseitige von *C* in Fig. 27 (Spiegelbild) dargestellt. Die erhaltenen Befunde waren, wenn auch nicht negative, doch derartige, dass sie mein oben ausgesprochenes Bedenken rechtfertigten und mich davon absehen liessen, die Untersuchung auf eine grössere Anzahl von Exemplaren auszudehnen.

Es mögen folgende Angaben genügen, um die bezüglichen Verhältnisse einigermassen zu charakterisiren.

Die Hauptplexus[2] der untersuchten Thiere setzen sich in folgender Weise zusammen:

A. (8 cm) *r*: XIII. XIV. XV. XVI. (Fig. 25)
l: XIII. XIV. XV. XVI. XVII.

---

[1] Als Maass der Länge wurde die Distanz zwischen grösster Schädelwölbung und Steissspitze genommen.

[2] Von den Nn. thoracici superiores sehe ich ab, da die Conservation der Embryonen nicht erlaubte, diese Nerven mit Sicherheit darzustellen.

Digitized by Google

B. (9 cm) *r* : XIII. XIV. XV. XVI. XVII (?)[1])
l : XIII. XIV. XV. XVI. XVII. (Fig. 26)
C. (40 cm) *r* : XIII. XIV. XV. XVI. XVII.
l : XIII. XIV. XV. XVI. XVII. (Fig. 27).

Also eine nur geringe Veränderlichkeit in der Zahl der Wurzeln; was die Grössenverhältnisse derselben anbelangt, so wurde von *A* und *B* bis *C* eine unzweifelhafte Abnahme von XIV und besonders XIII und eine Zunahme von XVI und namentlich XVII beobachtet (vergl. auch die Figuren).

Auch die einzelnen aus dem Plexus hervorgehenden Nerven zeigen von *A* bis *C* eine in distaler Richtung aber wenig auffällig fortschreitende Entwicklung; es wurde z. B. gefunden

für den N. supracoracoideus (*spc*):

XIII = XIV : *A* (Fig. 25)
XIII ≤ XIV : *B* (Fig. 26)
XIII << XIV : *C* (Fig. 27)

für den N. sternocoracoideus (*stc*):

XIV. : *A*, *B* (Fig. 25, 26)
XIV. XV : *C* (Fig. 27)

für die Nn. brachialis longus inferior (*bri*) + pectoralis (*p*) + coraco-brachialis internus (*cbri*) etc. etc.:

XIV < XV > XVI : *A*. *r* (Fig. 25)
XIV < XV ≧ XVI >> XVII : *A*. *l*, *B*. *l* (Fig. 26)
XV = XVI > XVII : *C* (Fig. 27).

Aehnlichen Wechsel bieten die übrigen Nerven dar.

Somit konnten auf Grund der vorliegenden dürftigen Beobachtungen successive Veränderungen der Plexus brachialis von Gallus domesticus nachgewiesen werden; es zeigte sich auch dabei, dass den jüngeren Stadien eine mehr proximale, den älteren eine mehr distale Entwicklung desselben zukam, — allein diese Veränderungen sind (namentlich im Vergleiche mit den weitgehenden individuellen Schwankungen von Columba) so geringgradig, dass die angeführten Befunde bei Gallus keinesfalls genügen können, den Nachweis einer

[1]) Die Existenz der Wurzel XVII bei *B*. *r* ist fraglich; bei der Präparation verunglückte die betreffende Gegend.

Digitized by Google

mit der ontogenetischen Entwicklung distalwärts fortschreitenden metamerischen Umbildung des Plexus brachialis zu liefern.

5. Anser cinereus (var. domestica).

(Taf. XXII Fig. 14—24.)

Angesichts der Beweisunfähigkeit der bei Gallus domesticus gewonnenen Ergebnisse erschien zunächst fraglich, ob durch die Untersuchung verschiedener Altersstadien von Anser cinereus der gewünschte Nachweis für eine distalwärts gerichtete metamerische Umbildung des Plexus brachialis geliefert werden könne. Insofern allerdings, als der Plexus brachialis von Anser überhaupt um einige Wirbel distaler liegt als der von Gallus, also, wenn man von einem früheren reptilienähnlichen Stadium der Vögel mit kürzerer Halswirbelsäule ausgeht, muthmasslich eine längere und längere Zeit erfordernde Rückwärtswanderung in der phylogenetischen Entwicklung durchgemacht hat, liessen sich günstigere Resultate erwarten. Diese Erwartung wurde denn auch in vollem Maasse erfüllt.

Es wurden zehn Exemplare, *A*—*K*, von denen die drei ersten Embryonen, untersucht. Die Längen (Distanzen der grössten Schädelwölbung und der Steissspitze) der betreffenden Individuen waren: *A*: 4½ cm, *B* (missgebildetes Exemplar mit verdrehtem Halse): 4½ cm, *C*: 5½ cm, *D*: 23 cm[1]), *E*: 20 cm, *F*: 42 cm, *G*: 51 cm, *H*: 63 cm, *I*: 70 cm und *K*: 76 cm. Der linksseitige Plexus von *A* ist in Fig. 14 (Spiegelbild), der rechtsseitige von *B* in Fig. 15, der linksseitige von *B* in Fig. 17 (Spiegelbild), der linksseitige von *C* in Fig. 16 (Spiegelbild), der rechtsseitige von *D* in Fig. 18, der linksseitige von *E* in Fig. 19 (Spiegelbild), der rechtsseitige von *F* in Fig. 20, der rechtsseitige von *G* in Fig. 21, der rechtsseitige von *H* in Fig. 22, der rechtsseitige von *I* in Fig. 23, der rechtsseitige von *K* in Fig. 24 abgebildet.

An der Bildung des ganzen Plexus (incl. der Nn. thoracici superiores) können sich die ventralen Aeste des 15. bis 20. Spinalnerven betheiligen; und zwar wurden hinsichtlich dieser Antheilnahme folgende Verhältnisse gefunden:

---

[1]) *D*, obwohl ein wenig länger als *E*, erwies sich wegen der geringeren Entwicklung seiner Flügel als jüngeres Exemplar.

Digitized by Google

A. (4½ cm)	*r*, *l*	: XV	XVI. XVII. XVIII. XIX.	(Fig. 14, 15
B. (4½ cm)	*r*			
	l	: XV(?)[1].	XVI. XVII. XVIII. XIX. XX(?)[2].	(Fig. 17
C. (5½ cm)	*r*, *l*	: XV(?)[1].	XVI. XVII. XVIII. XIX.	(Fig. 16
D. (23 cm)	*r*, *l*	: XV.	XVI. XVII. XVIII. XIX.	(Fig. 18
E. (20 cm)	*r*, *l*	: XV.	XVI. XVII. XVIII. XIX. XX.	(Fig. 19
F. (42 cm)	*r*, *l*			
G. (51 cm)	*r*, *l*			
H. (63 cm)[3]	*r*, *l*	:	XVI. XVII. XVIII. XIX. XX.	(Fig. 20-24
I. (70 cm)[4]	*r*			
K. (76 cm)	*r*, *l*			

Die Zusammensetzung des Hauptplexus (excl. der Nn. thoracici superiores) wurde folgendermassen beobachtet:

A. (4½ cm)	*l*	: XV. XVI. XVII. XVIII. XIX.	(Fig. 14
B. (4½ cm)	*r*		
	r	: XVI. XVII. XVIII. XIX.	(Fig. 15
	l	: XVI. XVII. XVIII. XIX. XX (?).	(Fig. 17
C. (5½ cm)	*r*, *l*		
D. (23 cm)	*r*, *l*	: XVI. XVII. XVIII. XIX.	(Fig. 16, 18
E. (20 cm)	*r*, *l*		
F. (42 cm)	*r*	: XVI. XVII. XVIII. XIX. XX.	(Fig. 19, 20
	l		
G. (51 cm)	*r*, *l*	: XVII. XVIII. XIX. XX.	(Fig. 21
H. (63 cm)[5]	*r*, *l*		
I. (70 cm)	*r*	: XVI. XVII. XVIII. XIX. XX.	(Fig. 22, 23
K. (76 cm)	*r*, *l*	: XVII. XVIII. XIX. XX.	(Fig. 24).

Aus beiden Tabellen ergibt sich eine mehr proximale Ausbildung des Plexus brachialis bei jüngeren, eine mehr distale bei älteren Entwicklungsstadien von Anser. Der ganze Plexus ist bei ersteren aus Antheilen des 15. — 19. oder 15.—20. Spinal-

---

[1]) Die Betheiligung von XV an der Bildung des Plexus, speciell der Nn. thoracici superiores konnte hier nicht mit Sicherheit constatirt werden.

[2]) Die Wurzel XX ist fraglich; wenn vorhanden, von äusserster Feinheit.

[3]) XX betheiligt sich hier nicht direct am Plexus, sondern verbindet sich mit dem von XIX abgegebenen N. intercostalis.

[4]) Der linke Plexus konnte wegen Verletzung des Thieres in dieser Gegend nicht untersucht werden.

[5]) cf. Anm. 3.

Digitized by Google

nerven zusammengesetzt; bei letzteren ist der 15. Spinalnerv aus dem Plexus ausgeschieden und nur der 16.—20. betheiligen sich an seiner Bildung. Noch auffallender wird diese Differenz, wenn man lediglich den Hauptplexus, d. h. den Nervencomplex in Rechnung zieht, dessen Elemente vorwiegend für die Extremität in engerem Sinne bestimmt sind. Hier zeigt ein (einmaliger) Befund bei Embryo *A* eine Zusammensetzung des Hauptplexus aus den Wurzeln XV—XIX; bei der Mehrzahl der untersuchten Embryonen und bei dem sehr jungen Individuum *D* wird er von XVI — XIX; bei den meisten Exemplaren (incl. einen fraglichen Fall bei *C. l*), namentlich denen mittleren Alters, besteht er aus XVI — XX; bei *F. l*, sowie *G* und *K*, von denen das letztere das älteste untersuchte Thier repräsentirt, geht er aus XVII—XX hervor; — also eine Verschiebung des Anfangs des Hauptplexus vom 15. bis zum 17. Spinalnerven, d. h. um zwei Segmente nach hinten.

Dass die erhaltene Reihe nicht mit arithmetischer Regelmässigkeit fortschreitet, dass z. B. der Hauptplexus von *G* eine etwas distalere Entwicklung zeigt als der von *H* und *I*, wird nicht Wunder nehmen, wenn man an die Befunde bei Columba denkt, wo die Plexus der ausgewachsenen und nahezu ausgewachsenen Thiere die mannigfachsten individuellen Schwankungen darboten. Hier bei Anser coincidiren solche individuelle Schwankungen mit den ontogenetischen Entwicklungsphasen; bei Betrachtung der ganzen Reihe wird man indessen beide Instanzen richtig beurtheilen und nach Ausscheidung der ersteren das in der Hauptsache distale Fortschreiten des Plexus während seiner ontogenetischen Entwicklung nicht verkennen[1]).

[1]) Eine ganz besondere Ausnahmestellung nimmt *H* (Fig. 22) ein, dessen Plexus in der Reihe etwa zwischen *D* und *E* steht. Für die Erklärung dieses auffallenden Befundes erscheint das Verhalten des vom 20. Spinalnerven abgegebenen und in der Richtung zum Plexus verlaufenden feinen Aestchens nicht ohne Bedeutung. Dieses Aestchen verbindet sich nicht mit dem zum Extremitäten-Plexus gehenden Antheil von XIX, sondern mit N. intercostalis XIX (*ic*), und zwar bei *H. r* (Fig. 22) gleich am Abgange desselben von dem Stamme XIX, bei *H. l* (Fig. 22 *c*) erst in seinem weiteren Verlaufe. Dieses Verhalten macht wahrscheinlich, dass der Plexus von *H* in einem früheren Entwicklungsstadium eine distalere Ausbildung gehabt, im weiteren Verlaufe jedoch wieder eine mehr proximale (also rückläufige) Entwicklungsrichtung eingeschlagen hat, wodurch XX aus dem eigentlichen Plexus ausschied und nur noch in Verbindung mit dem N. intercostalis von XIX blieb. Ein Vergleich z. B. mit der bei Garrulus beobachteten successiven Aufnahme von XV in den Plexus, dürfte, wenn man den bezüglichen Vorgang rückwärts (von Fig. 13 bis Fig. 10) verfolgt, Analogien für die unbekannten früheren Entwicklungsstadien von *H* darbieten.

Digitized by Google

Die Stärkeverhältnisse[1]) der einzelnen Wurzeln des Plexus wurden in folgender Weise gefunden.

XV. Nur bei den jüngeren Individuen als Plexuswurzel vorhanden und hier zugleich mit dem Alter abnehmend. Bei *A. l* (Fig. 14) betheiligt sie sich nicht allein an der Bildung der Nn. rhomboidei (*rh*), sondern gibt zugleich einen sehr feinen mit XVI anastomosirenden Ast an den Hauptplexus ab. Bei *A. r*, *B*, *C* (*l*), *D* und *E* (Fig. 15—19) sind in den Hauptplexus eingehende Fasern nicht mehr vorhanden, so dass XV nur durch seine (bei *E* schon sehr geringgradige) Betheiligung an der Zusammensetzung der Nn. rhomboidei zu dem Plexus Beziehungen aufweist. Bei den älteren Individuen *F* bis *K* (Fig. 20 — 24) sind auch diese aufgegeben; der 15. Spinalnerv repräsentirt hier lediglich einen Rumpf- (Hals-Nerven.

XVI. Allenthalben vorhanden, aber in sehr verschiedener Ausbildung und Betheiligung am Plexus, indem bei *A*—*E*, *F. r*, *H* und *I* (Fig. 14—20, 22, 23) die Nn. thoracici superiores und der Hauptplexus, bei *F. l*, *G* und *K* (Fig. 21, 24) nur noch die ersteren von ihm versorgt werden. Die zu den Nn. thoracici superiores gehenden Nervenfasern nehmen mit den älteren Stadien in sehr geringem Grade ab; die mit dem Hauptplexus sich verbindenden Elemente verringern sich in der Reihe *A. r*, *l* (Fig. 14) = *B. r* (Fig. 15) = *C. r*, *l* (Fig. 16) > *D. r*, *l* (Fig. 18) ≧ *B. l* (Fig. 17) = *E. l* (Fig. 19) ≧ *E. r* = *H. r* (Fig. 22) ≧ *H. l* ≧ *F. r* (Fig. 20 ≧ *I. r* (Fig. 23) ganz successive von einem nicht unkräftigen Stamme bis zu einem aus wenigen Fasern bestehenden

[1]) Es handelt sich hier selbstverständlich nicht um absolute Maasse. Bei den Embryonen und jungen Thieren sind die Plexus brachiales viel kleiner als bei Erwachsenen, um so mehr, als gerade die Flügel erst in ziemlich später Zeit ihre bleibende Grösse erlangen. Zum Zweck der Vergleichung sind deshalb die verschieden grossen Plexus auf den gleichen Maassstab gebracht (und auch so abgebildet) und erst danach verglichen. Diejenigen, welche die absoluten Maasse in Rechnung ziehen wollen, was natürlich für die rein ontogenetische Erkenntniss von nicht zu unterschätzender Bedeutung, brauchen die Grösse der Figuren blos durch die in den Figurenerklärungen angegebenen Grösseverhältniss-Zahlen zu dividiren und können danach die absoluten Grössen vergleichen; auch bei diesem Modus der Vergleichung wird der im Allgemeinen distalwärts fortschreitende Entwicklungsprocess hinreichend erkannt.

Digitized by Google

Fädchen, das endlich bei den obengenannten *F. l*, *G* (Fig. 21) und *K* (Fig. 24) ganz in Rückbildung getreten ist. Die Abnahme mit dem Alter ist nicht zu verkennen; die nicht vollkommene Coincidenz der Entwicklungsreihe von XVI mit der Altersreihe der Thiere findet nach den bereits oben (pag. 381) erörterten Gesichtspunkten ihre Erklärung. — Hinsichtlich der relativen Verhältnisse zu den übrigen Wurzeln wird auf die Abbildungen verwiesen.

XVII. Allenthalben als nicht unansehnlicher Stamm vorhanden, aber stets schwächer als XVIII. Auch hier ist eine, wenn schon nicht vollständig mit den einzelnen Altersstadien congruirende, doch im Allgemeinen stattfindende Abnahme mit dem zunehmenden Alter zu constatiren; der niedrigste Grad der Entwicklung findet sich bei *K* (Fig. 24).

XVIII. In der Regel, mit Ausnahme der ältesten Thiere, die kräftigste Wurzel des Plexus und, geringe Schwankungen abgerechnet, von ziemlich gleicher Dicke; eine merkbarere Verringerung findet sich nur bei *K* (Fig. 24), wo XVIII zugleich etwas kleiner als XIX ist.

XIX. Stets vorhandene, aber in ihrer Grösse ziemlich veränderliche Wurzel des Plexus. Bei den jüngeren Exemplaren (*A—E*, Fig. 14—19) in der Regel mässig entwickelt und hier immer kleiner als XVIII, nimmt sie mit dem Alter an Stärke zu, bis sie die Grösse von XVIII erreicht (*F*, *G*, *I* Fig. 20, 21, 23) und diese sogar übertrifft (*K* Fig. 24). Eine bemerkenswerthe Ausnahme bietet *H* (Fig. 22) dar, bezüglich deren auf Anm. 1 pag. 381 verwiesen wird.

XX. Erst im Verlaufe der ontogenetischen Entwicklung mit dem Plexus in Verbindung tretende Wurzel von mässiger Grösse. Sie fehlt (abgesehen von dem fraglichen Vorkommen bei *B. l*) bei den Embryonen, wo der ventrale Ast des 20. Spinalnerven lediglich ein Intercostalnerv ist, und findet sich erst von *E* bis *K* in variabler Grösse. Mit Ausnahme von *H* (Fig. 22, 22 *c*), wo sich der ihr entsprechende, in der Richtung zum Plexus verlaufende Zweig lediglich mit dem Ramus intercostalis XIX verbindet, schliesst sie sich dem Hauptplexus an und zwar nach ihrer geringeren oder grösseren Entwicklung in einer geringeren oder grösseren Entfernung von dem Austritt aus der Wirbelsäule; *K* (Fig. 24) zeigt auch in dieser Hinsicht, sowohl bezüglich

Digitized by Google

der Stärke als der mehr peripher stattfindenden Verbindung mit XIX, die höchste Entwicklungsstufe.

Ueber die Zusammensetzung der einzelnen aus dem Plexus hervorgehenden Nerven mögen die folgenden Beispiele genügen:

1) Nn. thoracici superiores (*rh*, *srpr* und *srsp*). Bei den untersuchten Exemplaren[1]) wurden folgende Verhältnisse gefunden:

XV < XVI ≧ XVII >> XVIII : *D. r* (Fig. 18)
XV << XVI = XVII > XVIII : *E. l* (Fig. 19)
XVI = XVII >> XVIII : *H.* r, *l* (Fig. 22)
XVI = XVII > XVIII : *F. r*, *I.* r (Fig. 20, 23)
XVI ≦ XVII > XVIII : *G. r* (Fig. 21)
XVI < XVII ≧ XVIII : *K. r* (Fig. 24).

Also eine im Allgemeinen distal fortschreitende Entwicklung mit dem zunehmenden Alter; eine Ausnahme hiervon bildet das bereits oben hinreichend besprochene Verhalten von *H.*

2) N. supracoracoideus (*spc*). Es wurde Folgendes beobachtet:

XV < XVI : *A. l* (Fig. 14)
XVI : *A. r*
XVI > XVII : *B. r*, *C*, *D. r* (Fig. 15, 16, 18)
XVI = XVII : *B. l*, *H. r*, *l* (Fig. 17, 22)
XVI = XVII > XVIII : *E. l* (Fig. 19)
XVI ≦ XVII > XVIII : *E. r*
XVI << XVII > XVIII : *F. r*, *I. r* (Fig. 20, 23)
XVII > XVIII : *F. l*, *G. l*, *r*, *K. r*, *l* (Fig. 21, 24)

d. h. eine (mit Ausnahme von *H*) im Allgemeinen mit dem Alter nach hinten rückende Ausbildung des N. supracoracoideus.

3) N. sternocoracoideus (*stc*):

XVI (?) << XVII : *A. l* (Fig. 14)
XVII : *A. r*, *B*, *C*, *D*, *H* (Fig. 15—18, 22)
XVII < XVIII : *E*, *G*, *I. r* (Fig. 19, 21, 23)
XVIII : *F*, *K* (Fig. 20, 24).

[1]) Bei den Embryonen war es unmöglich, ohne theilweise Zerstörung der übrigen Nerven eine genauere Kenntniss der Nn. thoracici supp. zu gewinnen; es wurde deshalb darauf verzichtet. Auch bei dem übrigen Materiale wurde die Untersuchung nicht immer auf beide Seiten ausgedehnt.

Digitized by Google

Also ebenfalls (ausser *H*) eine distalwärts gehende Entwicklung. Sehr bemerkenswerth ist das Verhalten des N. sternocoracoideus von *F* und *G*, welches besonders überzeugend documentirt, dass die Zusammensetzung der einzelnen Nerven des Plexus nicht von der Zusammensetzung des ganzen Plexus abhängig ist: bei *F* wird der Hauptplexus von XVI—XX, der N. supracoracoideus von XVIII, bei *G* wird der erstere von XVII bis XX, der letztere von XVII und XVIII zusammengesetzt.

4) Nn. brachialis longus inferior (*bri*) + coraco-brachialis internus (*cbri*) + pectoralis (*p*) + cutaneus brachii inferior (*ci*). Auch hier zeigt sich im Allgemeinen mit dem Alter zunehmende distale Ausbildung:

XVII < XVIII > XIX	: *A*, *B. r*, *C* (Fig. 14—16)
XVII < XVIII ≧ XIX	: *D* (Fig. 18)
XVII < XVIII > XIX >> XX (?)	: *B. l* (Fig. 17)
XVII << XVIII ≧ XIX	: *H* (Fig. 22)
XVII << XVIII ≧ XIX > XX	: *E* (Fig. 19)
XVII << XVIII = XIX >> XX	: *I. r* (Fig. 23)
XVIII = XIX > XX	: *F*, *G. l* (Fig. 20)
XVIII ≦ XIX > XX	: *G. r*, *K* (Fig. 21, 24).

Die Stellung von *H* anlangend, ist auf das oben Gesagte (p. 381 Anm. 1) zu verweisen. Das Verhalten von *I* zeigt wiederum die von der des ganzen Plexus unabhängige Zusammensetzung der einzelnen aus ihm hervorgehenden Nerven. Hinsichtlich der übrigen Nerven sind die Figuren zu vergleichen.

Die mitgetheilten Befunde über die Anordnung der Wurzeln der einzelnen aus dem Plexus hervorgehenden Nerven bestätigen und ergänzen die früher (pag. 373 f.) hierüber gemachten Ausführungen. Es handelt sich auch hier um eine von dem Verhalten der Rumpfsegmente oder der ganzen Spinalnerven unabhängige Variirung der einzelnen Nerven, die zu den verschiedenen Anpassungen der vorderen Extremität in Correlation steht. Der im Verlaufe der Entwicklung vor sich gehenden Lageveränderung der Extremität entsprechend zeigen die einzelnen Extremitätennerven, mithin der ganze Inbegriff derselben, der Plexus brachialis, eine mit zunehmendem Alter im Allgemeinen distalwärts fortschreitende Entwicklungsrichtung; dass innerhalb dieses allgemeinen Entwicklungsprocesses

Digitized by Google

auch proximal gerichtete, also rückläufige Bewegungen vorkommen mögen, wird durch das Verhalten von *H* (vergl. pag. 381 Anm. 1) sehr wahrscheinlich gemacht.

Wie bei diesen metamerischen Umbildungen die einzelnen Nervenfasern mit den zugehörigen Ganglienzellen und Muskelfasern hinsichtlich ihres histogenetischen Details sich verhalten, wie insbesondere die im Bereiche distalerer Metameren sich neubildenden Elemente ihre neuen Bahnen finden resp. ihren neuen Weg sich bahnen, das sind noch zu erledigende Aufgaben, welche übrigens mit der allgemeineren Frage nach der Neubildung und Regeneration des Nervengewebes (im Zusammenhange mit seinen Central- und Endorganen), welche bisher bekanntlich allen Lösungsversuchen widerstanden hat, zusammenfallen.

Eine Untersuchung der im Bereiche des Plexus befindlichen beweglichen Rippenbildungen ergab folgende Resultate:

	Länge der Rippe des 17. Wirbels in mm.	Länge der Rippe des 18. Wirbels in mm.	Rippe des 19. Wirbels.	Rippe des 20. Wirbels.
D. (23 cm) *r*	2½ (Praesternal)	20 (Pr.)	23½ (Sternal)	St.
l	2¾ (Pr.)	21 (Pr.)	23¾ (St.)	St.
E. (20 cm) *r*		9½ (Pr.)	15 + kurzes Band + 2 mm langer Knorpel (Ug)	St.
l		12 (Pr.)	17 + kurzes Band + 2 mm langer Knorpel	St.
F. (42 cm) *r*		32½ (Pr.)	46 (St.)	St.
l		32 (Pr.)	46 (St.)	St.
G. (51 cm) *r*		7 (Pr.)	51 + 3½ mm l. Bd. + 10 mm l. Kn. (Ug)	59 (St.)
l		12½ (Pr.)	55 + 3½ mm l. Bd. + 12 mm l. Kn. (Ug)	60 (St.)
H. (63 cm) *r*		50 (Pr.)	St.	St.
l		57 (Pr.)	St.	St.
I. (70 cm) *r*		57 (Pr.)	St.	St.
l		56 (Pr.)	St.	St.
K. (76 cm) *r*		7 (Pr.)	72 (Pr.)	St.
l		9 (Pr.)	70 (Pr.)	St.

Digitized by Google

Diese Maasse ergeben, in ähnlicher Weise wie bei Garrulus (pag. 363 f.), eine gewisse beschränkte Correlation in der Ausbildung des Plexus brachialis und der Rippen der bezüglichen Stelle[1]). Diejenigen Individuen, deren Plexus eine mehr proximale Entwicklung darbietet, also namentlich die jüngeren Thiere (sowie *H*), zeigen meist eine ansehnliche Entwicklung der prästernalen Rippe (Pr) des 18. Wirbels, sowie bei dem jüngsten darauf untersuchten Stadium (*D*) die Ausbildung einer ganz kurzen beweglichen Rippe des 17. Wirbels (Fig. 18 Cpr_1); die Rippe des 19. Wirbels repräsentirt hier meist die erste sternale Rippe (St. Fig. 18 ff. Cst_1). Andererseits kommt bei den Exemplaren mit mehr distal ausgebildetem Plexus (bei *G* und *K*) nicht nur ein vollkommener Mangel einer beweglichen Rippe des 17. Wirbels, sondern auch eine beträchtliche Reduction der des 18. Wirbels zur Beobachtung; bei diesen ist die Rippe des 19. Wirbels entweder (bei *G*) durch theilweise Umwandlung in Bandmasse zu einer cervico-dorsalen Uebergangsrippe (Ug. Fig. 21 *Cu*) geworden oder (bei *K*) sie hat sich bei noch weiter gehender Reduction von jeder Verbindung mit dem Sternum ganz abgelöst und in eine prästernale Rippe (Pr. Fig. 24 Cpr_2) umgewandelt; hier repräsentirt dann die Rippe des 20. Wirbels die erste Sternalrippe (Cst_1). Es wird also auch hier eine Art metamerischer Umbildung der Rippen beobachtet. Diese kann (ähnlich wie bei den Plexus) zur Bildung auffallend übereinstimmender Relationen der Rippen führen, wie z. B. bei *D* und *K*, wo bei beiden die erste prästernale Rippe (des 17. Wirbels bei *D*, des 18. bei *K*) ein ganz kurzes Rudiment darstellt und die zweite (des 18. Wirbels bei *D*, des 19. bei *K*) circa 10mal länger als die erste und nicht viel kürzer als die darauf folgende Sternalrippe (des 19. Wirbels bei *D*, des 20. bei *K*) ist; in diesen Fällen bewahrt nur die Vergleichung mit den übrigen Gliedern der Reihe vor unrichtigen (eine Wirbeleinschaltung statuirenden) Folgerungen. — Wie schon oben erwähnt, ist die Correlation zwischen den Plexus und den bezüglichen Rippen auch hier eine beschränkte; Befunde, wie der von *E*, wo die Rippe des 19. Wirbels schon Uebergangsrippe (Fig. 19 *Cu*) geworden, oder der von *I*, dessen dem 18. Wirbel angehörige prästernale Rippe (Fig. 23 Cpr_1) gleich denen der jüngeren Individuen durch

[1]) Die Embryonen wurden nicht auf das Verhalten ihrer Rippenlängen untersucht, da eine solche Untersuchung die sehr brüchigen Nerven dieser Gegend zerstört haben würde.

Digitized by Google

eine beträchtliche Länge ausgezeichnet ist, zeigen wiederum, dass für die Umgestaltung der Rippen noch andere Nebenfactoren als die für die Umbildung des Plexus brachialis bekannten massgebend sein müssen.

Der wesentlichste Inhalt der vorliegenden Ausführungen und der aus ihnen zu ziehenden Folgerungen lässt sich in folgender Weise zusammenfassen:

1) Die Variirungen der Nervenplexus für die Extremitäten (Plexus brachialis und lumbosacralis) sind **nicht** bedingt durch Unterbrechungen der Continuität des Rumpfsegmentsystems, d. h. durch Ein- oder Ausschaltungen von ganzen Rumpfsegmenten oder von Nervensegmenten (ganzen Spinalnerven). Solche Ein- und Ausschaltungen, mag es sich hierbei nun um Inter- und Expolationen oder um Inter- und Excalationen im Sinne IHERING's handeln, sind bisher bei Wirbelthieren weder direct beobachtet[1]) noch indirect aus der vermeintlichen Constanz gewisser Wirbel oder Spinalnerven abzuleiten. Insbesondere ergeben die Begriffe der Inter- und Excalation entweder Consequenzen, die mit der Descendenztheorie und damit auch mit den Aufgaben der wissenschaftlichen vergleichenden Morphologie im Widerspruche stehen, oder sie repräsentiren lediglich Hülfsanschauungen, welche die wirklichen Vorgänge umschreiben, aber in ihrer Genese nicht scharf erfassen, und insofern, als sie doch zu dem Postulat nachzuweisender Inter- und Expolationen führen, keine Wahrscheinlichkeit besitzen.

2) Das wesentlichste causale Moment der Variirungen der Nervenplexus liegt in den Veränderungen der von ihnen versorgten, peripher gelegenen (und darum für die äusseren Anpassungen am günstigsten situirten) Extremitäten. Mit der Vergrösserung oder Verkleinerung derselben, d. h. mit der Vermehrung oder Verminderung ihrer Elemente müssen die sie innervirenden, ein einheitliches Organ mit ihnen bildenden Nervenfasern sich vermehren oder ver-

[1]) Hinsichtlich der Irrealität von Inter- und Expolationen der Rumpfsegmente besteht bei den Autoren kein Zweifel. Dass Fälle vorkommen können, wo mit der Verkümmerung der von ihnen versorgten Endorgane gewisse Nerven zum Schwund kommen resp. gar nicht zur Anlage gelangen, wie z. B. die Augenmuskelnerven bei Myxine oder der erste Spinalnerv bei vielen Anuren, hat selbstverständlich nicht den geringsten Einfluss auf Unterbrechungen der Rumpfsegmente oder irgend welche Beziehungen zu Variirungen der Extremitätenplexus.

Digitized by Google

mindern. Es handelt sich also, bei Benutzung der von IHERING gebrauchten Nomenclatur, um eine Inter- und Expolation von für die Extremität bestimmten Nervenfasern resp. Nervenfasercomplexen, nicht aber um eine Einschaltung von ganzen Spinalnerven.

a) In den einfacheren Fällen führt diese Vermehrung oder Verminderung der Nervenfasern (incl. ihrer Endorgane) nur zu einer Vermehrung oder Verminderung der Stärke der einzelnen Wurzeln des Plexus, je nachdem im Bereiche derselben die Rückbildung des bisherigen oder die Ausbildung neuer Nervenelemente überwiegt.

b. In den höheren Graden der Grösseveränderung der Extremität kann es nicht allein zu Variirungen in der Stärke, sondern auch zu Variirungen in der Anzahl der Wurzeln des Plexus kommen. Die Verkleinerung einer Extremität (d. h. die Verminderung ihrer Muskel-, Hautelemente etc.) kann eine derartige Verminderung der sie versorgenden Nervenfasern bedingen, dass in einem oder mehreren Spinalnerven, welche zugleich Wurzeln des Plexus sind, sämmtliche für die Extremität bestimmten Nervenfasern verkümmern, worauf diese Spinalnerven aus dem Plexus ausscheiden und mit ihren restirenden Fasern lediglich noch den Rumpf versorgen (Verminderung der Zahl der Wurzeln des Plexus). Andererseits kann die mit der Extremität zusammenfallende Neubildung der sie innervirenden Fasern derart vor sich gehen, dass diese nicht nur im Bereiche der bereits vorhandenen Plexuswurzeln, sondern auch in den neuen Bahnen der benachbarten Spinalnerven sich entwickeln; dann werden diese durch die neuen in ihnen verlaufenden Extremitäten-Nervenfasern in den Bereich des Plexus gezogen, sie werden zu Wurzeln desselben (Vermehrung der Zahl der Wurzeln des Plexus).

c. Es kann auch die Extremität ihre Lage verändern, indem sie sich am Rumpfe hin nach vorn (proximalwärts) oder nach hinten (distalwärts) verschiebt. Diese Verschiebung der Extremität wird in gewissen Fällen auf die Plexus derselben, abgesehen von einer blossen Richtungsveränderung ihrer Nerven, keinen wesentlich verändernden Einfluss ausüben. Meistens jedoch bedingt sie eine metamerische Umbildung der Plexus, die, je nachdem die Verschiebung proximal- oder distalwärts gerichtet ist, zur Verkümmerung distaler und zur

Digitized by Google

Neubildung proximaler oder zur Verkümmerung proximaler und zur Neubildung distaler Nervenfasern führt, wobei es in den entwickelteren Fällen zum gänzlichen Ausscheiden der bisherigen und zur Ausbildung neuer Plexuswurzeln kommen kann.

Die Richtung der Verschiebung der Extremität und dem entsprechend der metamerischen Umbildung ihres Plexus ist bei den verschiedenen Thieren eine verschiedene und kann selbst bei derselben Art in den einzelnen Stadien der Entwicklung variiren. Für die hintere Extremität existiren die mannigfachsten Excursionen bald nach vorn, bald nach hinten. Für die vordere Extremität wiegt die distalwärts gerichtete Bewegung vor; in günstigen Fällen (z. B. bei Anser cinereus) gelingt es sogar in der ontogenetischen Entwicklung einzelne Phasen dieser nach hinten gehenden Verschiebung und Umbildung nachzuweisen.

Die metamerische Umbildung kann in den verschiedensten Graden auftreten und dabei die mannigfachsten Veränderungen in der Grösse, Zahl und Lage der Wurzeln des Plexus bedingen. Sehr häufig kommt es hierbei zu einer mehr oder minder grossen Uebereinstimmung der neuen (aus den metamerischen Umbildungen resultirenden) Plexusformen mit den ursprünglicheren, nur mit der Differenz, dass beide ungleichen Metameren angehören; dadurch kann, namentlich wenn man nur wenige Objecte berücksichtigt, der Anschein entstehen, als ob es sich nicht um eine metamerische Umbildung, sondern um eine Constanz der Plexus mit gleichzeitiger Ein- oder Ausschaltung vor ihnen gelegener Segmente handele, — die Untersuchung eines reichlichen Materials und die Vergleichung grösserer Reihen zeigt in den weitaus meisten Fällen metamerische Uebergangsbildungen und bewahrt vor dieser Täuschung.

Die unter a, b und c angeführten Umbildungsvorgänge sind im Wesentlichen Processe eines und desselben Entwickelungsmodus, der sub a in der einfachsten und am klarsten zu beurtheilenden Weise zum Ausdruck kommt. Es sind demnach zwischen ihnen nicht starre Unterschiede zu machen, wie auch festzuhalten ist, dass in der Wirklichkeit die sub b und c angeführten Processe in mannigfachster Art sich mit einander und mit den sub a angeführten Umbildungsvorgängen combiniren.

Digitized by Google

3) Bei aller Mannigfaltigkeit der Wurzeln eines Plexus und der aus ihm hervorgehenden Nerven existiren immer bestimmte Beziehungen derselben zu den von ihnen versorgten Endorganen. Insbesondere gilt dies für die motorischen Elemente, in der Weise, dass einem bestimmten Muskelfasercomplex d. h. Muskel ein bestimmter Complex motorischer Nervenfasern d. h. Muskelnerv zukommt. Die vergleichende Myologie kann somit zur Entscheidung ihrer Homologien die Vergleichung der Muskelnerven nicht entbehren. Complete Homologien der Muskeln existiren nur in den seltenen Vorkommnissen, wo die sie innervirenden Nerven in gleicher Weise aus den gleich gezählten Intervertebrallöchern austreten; in allen übrigen Fällen, wo metamerische Umbildungen des Plexus in Frage kommen, wo also die versorgenden Nerven in verschiedener Stärke und aus den ungleichen Intervertebrallöchern austreten, handelt es sich um die bestimmte Art der incompleten Homologie, die schon früher als imitatorische Homodynamie oder Parhomologie bezeichnet wurde.

4) Ausser auf die Plexus kann, wie dies ROSENBERG zuerst für die hintere Extremität der Säugethiere nachwies, die Verschiebung der Extremitäten auch auf die Rumpfelemente, insbesondere auf die Wirbel mit ihren Rippen und die Rumpfmuskulatur (incl. ihrer Nerven) einen umformenden Einfluss ausüben, der zu den mannigfachsten Variirungen derselben führen kann. Häufig existiren gewisse Correlationen zwischen den Umbildungen der Plexus und den Umformungen der Rumpfelemente, so dass man eine förmliche Parallele zwischen beiden aufstellen kann. In anderen Fällen überwiegt der Einfluss der Verschiebung der Extremität auf die ersteren oder auf die letzteren; ja es können weitgehende metamerische Umbildungen der Plexus ohne merkliche Umformungen der Rumpfelemente oder sehr merkbare Umformungen dieser letzteren mit minimalen Plexusumbildungen zur Beobachtung kommen. Die Einflüsse, die hier mitspielen können, und die Wechselwirkungen, die hierbei in Erscheinung treten und die einfachen Correlationen compliciren, sind mannigfaltig und zahlreich; die Extremität mit ihren Veränderungen in Lage und Grösse bildet wohl das bedeutsamste Moment, aber sie ist nur ein Factor.

Hiermit beschliesse ich diese Ausführungen. Ich bin mir wohl bewusst, dass ihnen ein nur spärliches Material als Grundlage gedient hat, und ich verkenne nicht, dass sie, indem sie nur einen einzigen, wenn auch den hauptsächlichsten Factor berücksichtigten,

Digitized by Google

von einer erschöpfenden Behandlung der vorliegenden, keineswegs einfachen Entwicklungsvorgänge fern geblieben sind.

Wie ich bereits oben (pag. 332) andeutete, wird sich mir in Zukunft von selbst die Gelegenheit bieten, intensiver und extensiver über die bezügliche Frage zu handeln. Bis dahin sei diesen bescheidenen Beiträgen ein anspruchsloses Dasein gestattet.

Erklärung der Abbildungen.

Auf beiden Tafeln sind rechtsseitige Abbildungen der Plexus brachiales gegeben; wo in natura linksseitige Plexus vorlagen, ist der leichteren Vergleichung wegen das (rechtsseitige) Spiegelbild derselben abgebildet.

Die Nn. thoracici superiores sind schwarz, die Nn. brachiales superiores grau und die Nn. brachiales inferiores und thoracici inferiores weiss dargestellt. Die Plexus brachiales sind zugleich der Uebersichtlichkeit wegen nicht vollkommen in ihrer natürlichen Lage, sondern in einer Lage abgebildet, wo die ventralen Theile des Brustgürtels mit ihren Weichtheilen eine Zerrung lateralwärts erlitten haben. Danach sind die in Wirklichkeit medialwärts gerichteten Nerven (z. B. N. sternocoracoideus etc.) mit ihren peripheren Theilen in eine grössere horizontale Entfernung von der Ursprungsstelle der Nerven gekommen, als sonst die Horizontalprojection ergeben würde. — Ebenfalls der Uebersichtlichkeit wegen sind alle visceralen Elemente (sympathische Nerven) auf den Abbildungen weggelassen worden; auf vielen Figuren ferner sind auch die Rumpfzweige, bes. die Nn. scaleni, nicht wiedergegeben.

Für die Figuren gültige Bezeichnungen:

Knochen:

C Bewegliche Rippe.
Cpr Prästernale bewegliche Rippe.
Cpr_1, Cpr_2 Erste, zweite prästernale Rippe.
Cu Uebergangsrippe (zwischen prästernaler und sternaler Rippe).
Cst Sternale Rippe.
Cst_1 Erste sternale Rippe.

Nerven:

X, XI...XX Ventraler Ast des 10., 11....20. Spinalnerven (nach dem Austritte aus den Intervertebrallöchern).
ax N. axillaris s. deltoideus.
b Ast für den M. biceps.
bri N. brachialis longus inferior[1]).
brs N. brachialis longus superior[1]).

[1]) Auf einigen Figuren sind wegen beschränkten Raumes die Nn. brachiales longi inf. und sup. vor Abgabe der Nn. axillaris, latissimus dorsi, cutaneus humeri inferior etc. mit *bri* und *brs* bezeichnet.

Digitized by Google

cbre N. coraco-brachialis externus.
cbri N. coraco-brachialis internus.
ci N. cutaneus brachii inferior.
cs N. cutaneus brachii superior.
ic Nn. intercostales.
ld N. (Nn.) latissimus dorsi.
p N. (Nn.) pectoralis.
rh N. (Nn.) rhomboideus.
sbsc Nn. subscapulares (subcoracoscapulares).
sc Nn. scaleni.
spc N. supracoracoideus.
sr Nn. serrati.
srpr Aeste zu M. levator scapulae et serratus profundus.
srsp Aeste zu M. serratus superficialis.
stc N. sternocoracoideus.

Tafel XXI.

Fig. 1—7. Plexus brachiales von Columba livia (var. domestica). Grössenverhältnisse circa $^5/_2$.

Fig. 1. Rechtsseitiger Plexus von Exemplar *A*.
Fig. 1*b*. Dazu gehörige Nn. brachiales superiores, soweit die Zusammensetzung derselben erst nach Wegnahme der Nn. brachiales inferiores zur Ansicht zu bringen ist.
Fig. 2. Linksseitiger Plexus von Exemplar *B* (Spiegelbild).
Fig. 2*b*. Dazu gehörige Nn. brachiales superiores etc.
Fig. 3. Rechtsseitiger Plexus von Exemplar *C*.
Fig. 3*b*. Dazu gehörige Nn. brachiales supp. etc.
Fig. 4. Rechtsseitiger Plexus von Exemplar *B*.
Fig. 4*b*. Dazu gehörige Nn. brachiales supp. etc.
Fig. 5. Rechtsseitiger Plexus von Exemplar *D*.
Fig. 5*b*. Dazu gehörige Nn. brachiales supp. etc.
Fig. 6. Linksseitiger Plexus von Exemplar *E* (Spiegelbild).
Fig. 6*b*. Dazu gehörige Nn. brachiales supp. etc.
Fig. 7. Rechtsseitiger Plexus von Exemplar *E*.
Fig. 7*b*. Dazu gehörige Nn. brachiales supp. etc.

Fig. 8, 9. Plexus brachiales von Picus viridis. Gr. circa $^3/_1$. Die Nn. scaleni sind nicht dargestellt.

Fig. 8. Linksseitiger Plexus von Exemplar *A* (Spiegelbild).
Fig. 9. Rechtsseitiger Plexus von Exemplar *C*.
Fig. 9*b*. Dazu gehörige Nn. brachiales superiores etc. etc.

Fig. 10—13. Plexus brachiales von Garrulus glandarius. Gr. circa $^3/_1$. Die Nn. scaleni sind nicht dargestellt.

Fig. 10. Linksseitiger Plexus von Exemplar *A* (Spiegelbild).
Fig. 10*b*. Dazu gehörige Nn. brach. supp. etc.
Fig. 11. Linksseitiger Plexus von Exemplar *B* (Spiegelbild).
Fig. 12. Linksseitiger Plexus von Exemplar *C* (Spiegelbild).
Fig. 13. Linksseitiger Plexus von Exemplar *D* (Spiegelbild).

Digitized by Google

Tafel XXII.

Fig. 14—24. Plexus brachiales von Anser cinereus (var. domestica). Die Nn. scaleni sind nicht abgebildet, ebensowenig auf Fig. 14—17 alle Nn. thoracici supp., die Nn. cutanei humeri und die mehr peripheren Abschnitte der übrigen Nerven des Plexus.

Fig. 14. Linksseitiger Plexus eines $4^1/_2$ cm langen Embryos (*A*) (Spiegelbild). Grössenverhältniss circa $^{12}/_1$.

Fig. 15. Rechtsseitiger Plexus eines anderen, auch $4^1/_2$ cm langen, aber missgebildeten Embryos (*B*). Gr. circa $^{12}/_1$.

Fig. 16. Linksseitiger Plexus eines $5^1/_2$ cm langen Embryos (*C*) (Spiegelbild). Gr. circa $^{12}/_1$.

Fig. 17. Linksseitiger Plexus von *B* (Spiegelbild). Gr. circa $^{12}/_1$.

Fig. 18. Rechtsseitiger Plexus eines 23 cm langen Thieres (*D*). Gr. circa $^3/_1$.

Fig. 18*b*. Dazu gehörige Nn. brachiales superiores etc. Gr. circa $^3/_1$.

Fig. 19. Linksseitiger Plexus eines 20 cm langen Thieres (*E*) (Spiegelbild). Gr. circa $^{10}/_3$.

Fig. 20. Rechtsseitiger Plexus eines 42 cm langen Thieres (*F*). Gr. circa $^4/_3$.

Fig. 20*b*. Dazu gehörige Nn. brachiales superiores etc. Gr. circa $^4/_3$.

Fig. 21. Rechtsseitiger Plexus eines 51 cm langen Thieres (*G*). Gr. circa $^5/_4$.

Fig. 21*b*. Dazu gehörige Nn. brachiales superiores etc. Gr. circa $^5/_4$.

Fig. 22. Rechtsseitiger Plexus eines 63 cm langen Thieres (*H*). Gr. circa $^5/_6$.

Fig. 22*b*. Dazu gehörige Nn. brachiales sup. Gr. circa $^5/_6$.

Fig. 22*c*. Distaler Abschnitt des linksseitigen Plexus von *H* (Spiegelbild). Gr. circa $^5/_6$.

Fig. 23. Rechtsseitiger Plexus eines 70 cm langen Thieres (*I*). Gr. circa $^4/_5$.

Fig. 24. Rechtsseitiger Plexus eines 76 cm langen Thieres (*K*). Gr. circa $^4/_5$.

Fig. 25—27. Plexus brachiales von Gallus domesticus. Die Nn. scaleni sind nicht dargestellt, ebensowenig auf Fig. 25 und 26 die Nn. thoracici superiores und cutanei humeri, sowie die mehr peripheren Theile der aus dem Plexus hervorgehenden Nerven.

Fig. 25. Rechtsseitiger Plexus von Exemplar *A*. (Aelterer Embryo von 8 cm Länge.) Grösseverhältniss circa $^5/_1$.

Fig. 26. Linksseitiger Plexus von Exemplar *B*. (Aelterer Embryo von 9 cm Länge, Spiegelbild.) Gr. circa $^5/_1$.

Fig. 27. Linksseitiger Plexus von Exemplar *C*. (Ausgewachsenes Thier von circa 40 cm Länge, Spiegelbild.) Gr. circa $^4/_5$.

Digitized by Google

Kleinere Mittheilungen.

Zur Wahrung meines principiellen Standpunktes.

Erwiderung auf Herrn Prof. FÜRBRINGER's Artikel »Ueber die Homologie etc.« dieses Jahrbuch Band IV pag. 663.

Herrn Prof. FÜRBRINGER's »Gegenerwiderung« drückt mir die Feder noch einmal auf einige Momente in die Hand. Freilich nicht, um die sachliche Discussion über meine Wirbelwurmtheorie fortzuspinnen; ich bekenne ehrlich, dass ich seine Argumente gegen sie nicht verstehe, so wenig wie er meine Gründe für dieselbe zu begreifen vermag. Auch bringt er mir keine neuen Einwände, die zu entkräften mir der Mühe werth zu sein scheinen.

Wohl aber muss ich mir einige Worte über seine, offenbar für mich bestimmte philosophische Vorlesung gestatten.

FÜRBRINGER mag, wie er sich ausdrückt, nicht »an eine ganz besondere Flüssigkeit« der Begriffe »Theorie und Hypothese« glauben. Schade nur, dass sie doch zum Theil vorhanden ist; die Logiker d. h. die philosophischen Schriftsteller über Logik stimmen in ihren Definitionen dieser Begriffe durchaus nicht genau überein.

Nimmt man aber an, dass diejenigen Logiker, welche in ihren Ansichten übereinstimmend die Mehrzahl bilden, auch unbedingt Recht haben, so muss ich ferner behaupten, dass sie von ARISTOTELES und KANT an bis auf die Neueren auf meiner Seite stehen. Ich bestreite aufs entschiedenste, als sei ein Verstoss gegen den herkömmlichen Gebrauch in der Logik gegeben, wenn ich von einer Hypothese als Grundlage einer Theorie spreche. Ich bestreite ebenso entschieden die Richtigkeit der Andeutung von FÜRBRINGER, als ob eine Hypothese nur dann zur Theorie werde, wenn jene bewiesen sei; streng genommen ist auf dem Boden der Inductionstheorie eine Hypothese gar nicht oder nur in den seltensten Fällen zu beweisen, sondern nur mehr oder weniger wahrscheinlich zu machen. Aus demselben Grunde ist es auch erlaubt bei der Führung eines Wahrscheinlichkeitsbeweises die Worte »wohl, wahrscheinlich« etc. zu benutzen. Emissionstheorie und Wellentheorie des Lichtes standen sich nach dem Urtheil der Logiker als absolut gleichberechtigte und nothwendige Theorien gegenüber, so lange beide die annähernd gleiche Summe von Wahrscheinlichkeiten für sich hatten. Leider erklärt sich FÜRBRINGER, nicht darüber, ob er von seinem speciellen philosophischen Standpunkte aus die Ascidien-Abstammung der Wirbelthiere, gegen welche ich meine Wirbelwurmtheorie ins Feld geführt habe, für eine Theorie oder nur für eine Hypothese erklärt; thäte er das erstere, so müsste ich ihm freilich die logische Berechtigung hierzu kurzweg negiren.

Digitized by Google

Ich halte also daran fest, dass ich nicht von dem herkömmlichen oder wenigstens von vielen Philosophen gemachten Gebrauch der Worte »Theorie und Hypothese« abgewichen bin. Von dem FÜRBRINGER'schen, nicht aber herkömmlichen Gebrauch derselben entferne ich mich allerdings und zwar absichtlich; denn ich schliesse mich bei Benutzung von Begriffsausdrücken denjenigen an, welche kraft ihrer Wissenschaft die allgemeinsten Begriffe zu definiren haben und ich halte mich in dieser Beziehung grundsätzlich fern von jenen, welche meinen, derartige Begriffe zu ihrem Special-Gebrauch in einem beschränkten Gebiete der Wissenschaft herkömmlich gestalten zu dürfen.

Semper.

Ueber den principiellen Standpunkt des Herrn Professor SEMPER.

Mein Schlusswort in der Polemik contra SEMPER.

Herr Professor SEMPER hat ein ebenso manierliches wie sinnreiches Mittel gefunden, um die sachliche Discussion über die fragliche Homologie der sogenannten Segmentalorgane zu beendigen: er versteht meine Gründe nicht, ebensowenig wie ich die seinigen zu begreifen vermag und überdies scheinen ihm meine neuen Einwände gar nicht der Mühe einer Widerlegung werth zu sein.

Indessen nimmt er noch einmal, zur Wahrung seines principiellen Standpunktes, die Feder zur Hand, um schliesslich auszuführen, dass nicht er, sondern ich von dem herkömmlichen Gebrauche der Begriffe abgewichen bin.

Zu diesen Ausführungen habe ich nur dreierlei zu bemerken, 1) dass SEMPER allerdings gegen einen mir von ihm vindicirten Satz: ich möge nicht an eine ganz besondere Flüssigkeit der Begriffe »Theorie und Hypothese« glauben, nicht ohne Geschick polemisirt, dass aber von einem solchen Satze sich in meiner ganzen Gegenerwiderung nichts findet, denn in dem bezüglichen Passus ist nur von »Beweis und Hypothese« die Rede, 2) dass SEMPER allerdings behauptet, dass die Logiker von KANT und ARISTOTELES an bis auf die Neueren auf seiner Seite stehen, dass jedoch zu dieser stolzen Behauptung namentlich die Ausführungen eines KANT und LOCKE über den Werth der Hypothesen, insbesondere über ihre gänzliche Unbrauchbarkeit, um Sätze darauf zu gründen, in directem Widerspruche stehen, und 3) dass SEMPER in dem einen Satze von einer Hypothese als Grundlage einer Theorie spricht, um in dem gleich darauf folgenden zu sagen, dass streng genommen auf dem Boden der Inductionstheorie eine Hypothese gar nicht oder nur in den seltensten Fällen zu beweisen sei.

Daraus folgere ich von Neuem, dass man die Dialektik SEMPER's, sowohl hinsichtlich der Manier des Citirens und Polemisirens gegen diese Citate, wie der Berufung auf die Philosophen, als auch hinsichtlich des einheitlichen Gebrauchs der Begriffe, als eine durchaus eigenartige bezeichnen darf.

Mag es SEMPER gefallen, nach wie vor diese Specialität als Anlehnung an den herkömmlichen Gebrauch zu bezeichnen. Das ist seine Sache.

Ich habe jedenfalls aus dieser ganzen Methode des Polemisirens, namentlich aber aus dem letzten Entpuppungsstadium von SEMPER's principiellem Standpunkte wenigstens einen Gewinn gezogen; der liegt in der freilich späten

Digitized by Google

Erkenntniss, dass es meinerseits Besseres zu thun gibt, als diesen gänzlich unerquicklichen und aussichtslosen Streit fortzuführen. Somit beschliesse ich meinerseits die ganze Polemik. Fürbringer.

Besprechungen.

Parker, W. K. and Bettany, G. T. The Morphology of the Skull. London, Macmillan and Co. 1877. (I—XV. 1—368 mit 85 Holzschnitten.)[1]

In dem vorliegenden Buche begrüssen wir eine der verdienstlichsten Leistungen, welche in den letzten Jahren auf dem Gebiete der Morphologie des Schädels veröffentlicht worden sind. Eine grosse Reihe von ausgedehnten Untersuchungen über die Entwicklung des Schädels der gnathostomen Wirbelthiere, denen Parker seit circa 10 Jahren seine Kräfte gewidmet hat und die bereits in einer Anzahl umfangreicher Monographien in den Philosophical und Zoological Transactions zur Darstellung gekommen sind, finden sich hier vereinigt und einheitlich zusammengefasst zu einem Buche von mässigem Umfange, das, nach der Vorrede zu schliessen, vorwiegend zum Gebrauche für Studierende bestimmt ist. Das Buch wird eingeleitet (Cap. I) durch eine kurze Darstellung der frühesten Entwicklungsvorgänge, soweit ihre Kenntniss für die Erkenntniss der Schädelbildung nöthig ist. Darauf folgt eine gedrängte, aber genaue Beschreibung der in einzelne Stadien gesonderten Schädelentwicklung bei den hauptsächlichsten Typen der Wirbelthiere (Cap. II, Hundshai und Roche, Cap. III, Lachs mit Bemerkungen über andere Fische und über Dipneusten, Cap. IV, Axolotl mit Notizen über andere Urodelen, Cap. V, Frosch und andere Anuren, Cap. VI, Ringelnatter mit Bemerkungen über Chelonier, Saurier und Crocodile, Cap. VII, Hühnchen mit kurzen Notizen über die Haupttypen der Vögel, Cap. VIII, Schwein mit Angaben über die Entwicklung des menschlichen Schädels). Das letzte Capitel (Cap. IX) fasst die aus diesen Einzeluntersuchungen gewonnenen Ergebnisse über das Knorpelkranium, die Sinneskapseln, die knorpeligen Visceralbogen, die Kopfnerven, endlich über die Verknöcherung des Schädels zusammen und ist zugleich bestimmt, die daraus abgeleiteten Ansichten der Verfasser über den Bau und die Gliederung des Schädels mitzutheilen. Einige allgemeine, den Nutzen des Schädelstudiums betonende und vorwiegend an die studirende Jugend gerichtete Ausführungen bilden den Schluss. Durch eine zweckmässige Gruppirung des vorliegenden Materials,

[1] Nachträgliche Anmerkung. In jüngster Zeit auch in deutscher Uebersetzung: »Die Morphologie des Schädels von Parker und Bettany. Deutsche autorisirte Ausgabe von Professor B. Vetter, mit 86 Holzschnitten. Stuttgart, E. Schweizerbart'sche Verlagshandlung 1879« erschienen. Die auf diesem Gebiete rühmlichst bekannten Namen des Uebersetzers und Verlegers bürgen für die Vortrefflichkeit der deutschen Ausgabe.

Digitized by Google

durch die Durchführung einer gleichmässigen Nomenclatur und durch die Hinzufügung eines vollständigen Index wird der Gebrauch des Buches wesentlich erleichtert.

In der Beurtheilung der empirisch gefundenen Entwicklungsvorgänge begegnen wir allenthalben dem Streben nach Vergleichung. Die Verfasser sind bemüht, die differenteren Entwicklungsformen zusammenzufassen und ihre Verwandtschaft aus dem einfacheren und gleichmässigeren Verhalten der jüngeren Entwicklungsstadien zu erklären. Insofern bildet das Buch eine reiche Fundgrube für die phylogenetische Auffassung, wenn es uns auch scheinen will, dass aus dem vorliegenden Stoffe noch reichere Resultate und unbefangenere Schlüsse hätten gezogen werden können, ohne dass der feste Boden sicherer wissenschaftlicher Erkenntniss verlassen worden wäre.

Was die Auffassung des Schädels anlangt, so schliessen sich die Verfasser im Allgemeinen den grundlegenden Arbeiten HUXLEY's und GEGENBAUR's an. Zugleich ist hier, namentlich in der Deutung der in früheren Arbeiten PARKER's bald neuralen, bald visceralen Bogen verglichenen Trabeculae, ein wesentlicher Fortschritt zu erkennen. Die mannigfachen Correlationen zwischen häutigem und knorpeligem Primordialcranium sind an mehreren Punkten angedeutet, aber lange noch nicht erschöpft; dasselbe gilt von den Beziehungen anderer für die Beurtheilung des Schädels wichtiger Weichtheile, insbesondere der Nerven. Eine grössere Bevorzugung der Untersuchungsmethode durch combinirte Schnittserien dürfte hierin reichere Ergebnisse verheissen. — Auffallend ist die Art und Weise, in welcher die Verfasser zu den beiden eben erwähnten Begründern der modernen Schädeltheorie Stellung nehmen. Bekanntlich war es HUXLEY, der zuerst die Bedeutung des continuirlichen Knorpelkraniums gegenüber dem knöchernen Schädel hervorhob und damit die alte auf den Verknöcherungen basirende Wirbeltheorie des Schädels aus dem Wege räumte, und bekanntlich war es GEGENBAUR, der dieses Knorpelkranium in seinem Verhalten zur Chorda, in seinen Anpassungen zu den Sinnesorganen und in seinen Beziehungen zu den Kopfnerven und dem Visceralskelete genauer studirte, dadurch seinen Bau und seine Genese erschloss und somit Begründer einer neuen, auf primordialen Verhältnissen ruhenden Wirbeltheorie des Schädels wurde. Während nun die Verfasser ihrer vollkommenen Uebereinstimmung mit HUXLEY's Ansichten ausdrückliche Erwähnung thun, wird GEGENBAUR's nicht mit einer Silbe gedacht, wenn gleich nicht wenige seiner Aufklärungen, z. Th. sogar mit der Signatur des späteren englischen Untersuchers (vergl. R. ophthalmicus n. trigemini) in das Buch übergegangen sind. Dagegen findet sich in dem Schlusscapitel eine an vielen Stellen wiederkehrende Polemik gegen Deutungen, welche bekanntlich von GEGENBAUR vertreten worden sind, wobei es uns scheinen will, als ob den Autoren die genügende Bekanntschaft mit den bezüglichen Veröffentlichungen GEGENBAUR's abgegangen wäre. Ausgehend z. B. von der Thatsache, dass an dem knorpeligen Kranium eine deutliche und constante Gliederung in einzelne Wirbel nicht sicher nachweisbar ist, sprechen sie sich gegen die Verwachsung desselben aus Wirbeln aus, kommen aber schliesslich zu der gerade von GEGENBAUR vertretenen Ansicht, dass das Kranium als ein Continuum von Wirbelhomologen aufzufassen sei. Dabei scheint die hohe und für diese Frage ganz unerlässliche Bedeutung des Visceralskelets und der Kopfnerven von ihnen gar nicht hinreichend erkannt zu sein; es begegnet uns sogar die zu dem thatsächlichen Verhalten der Nerven in schroffem Widerspruche stehende Ansicht, dass einzelne viscerale Bogen dem Kranium, andere der

Digitized by Google

Wirbelsäule zuzurechnen seien. Es will uns scheinen, dass die bezüglichen Fragen von deutscher Seite viel schärfer und einheitlicher gefasst und viel consequenter und vorurtheilsfreier gelöst worden sind. Dasselbe gilt von den widerstreitenden Ansichten bezüglich des Olfactorius und Opticus, bezüglich der Bedeutung des N. vagus, bezüglich der Scheidung des Kraniums in einen provertebralen und vertebralen Theil u. s. w., hinsichtlich deren wir allenthalben nicht nur die hinreichende Begründung, sondern auch namentlich die nöthige Erkenntniss der innigen Zusammengehörigkeit der Skelet- und Weichtheile des Kopfes vermissen. — In der Behandlung des knöchernen Kraniums begegnen wir der Aufstellung einer ausserordentlich grossen Anzahl von Kategorien des Verknöcherungsmodus. Diese Aufstellung mag ihren propädeutischen Werth haben, wenn gleich es z. B. im speciellen Falle wohl schwer fallen dürfte, die Bedeutung des Unterschiedes einer superficiellen und centralen Endostose zu erkennen. Bezüglich einzelner Verknöcherungspunkte, u. a. bezüglich der Huxley'schen Otica hätten die Aufklärungen A. J. Vrolik's wohl einige Beachtung verdient.

Damit beschliessen wir unsere Besprechung des Buches, das abgesehen von den gemachten Aussetzungen jede Anerkennung verdient. Durch die in ihm geförderten Thatsachen gibt es eine wesentliche Bereicherung unserer Schädelkenntniss und ist wohl geeignet, in den Händen des unbefangenen Beurtheilers einen schätzenswerthen Beitrag zu diesem Abschnitte der Morphologie der Vertebraten zu bilden. Max Fürbringer.

Grenacher, H., Prof., Untersuchungen über das Sehorgan der Arthropoden, insbesondere der Spinnen, Insecten und Crustaceen.

Mit 11 lithogr. u. z. Th. colorirten Tafeln. gr. 4. Vandenhoeck und Ruprecht. Göttingen 1879.

In der Anzeige der vom Verfasser über diese Untersuchungen gegebenen vorläufigen Mittheilungen haben wir bereits auf deren Bedeutung und grosse Tragweite aufmerksam gemacht, und dabei das Allerwesentlichste hervorgehoben. (D. Jahrb. Bd. IV. pag. 328.) Jetzt können wir nur unsere Freude darüber äussern, dass jenen Untersuchungen eine so umfängliche und durch die Tafelausstattung reiche Publication zu Theil geworden ist. Während die erste Mittheilung sich wesentlich auf die Augen der Insecten und Spinnen beschränkte, umfasst das jetzt vorliegende Werk auch jene der Crustaceen und zwar sowohl niederer wie höherer Abtheilungen. Unter diesem Neuen hat Limulus in der hier zum ersten Male ausgeführten Untersuchung des feineren Baues seines Auges, das, freilich nicht überraschende Resultat geliefert, dass hier Etwas dem zusammengesetzten Auge der Crustaceen nicht nur sondern vielmehr der Gliederthiere überhaupt Fremdartiges vorliegt. Jedes der beiden Augen stellt einen Complex von Einzelaugen vor, die zwar dem Grundtypus des Sehorgans der Gliederthiere folgen, ohne aber irgend einer der durch frühere Forscher wie auch den Verfasser so reichhaltig bekannt gewordenen Formen sich enger anschliessen zu lassen. Die Frage nach den in der systematischen Stellung ihren Ausdruck findenden verwandtschaftlichen Beziehungen der Poecilopoden erhält durch Grenacher's Untersuchungen nur höheres Interesse, wie wenig wir auch eine Lösung nahe sehen. Bei dieser Sachlage wäre wohl auch die Vornahme

Digitized by Google

der Untersuchung des Trilobiten-Auges erwünscht, an welchem wir, wenigstens für die Chitingebilde, einen Erhaltungszustand erhoffen können, der bei der vollendeten Technik in der Herstellung von Dünnschliffen von Fossilien die Erkennung des Verhaltens der Cornealinsen als nicht ganz unwahrscheinlich gelten lässt. — Nach einer an JOH. MÜLLER's Untersuchungen »zur vergleichenden Physiologie des Gesichtssinnes« anknüpfenden »historisch-kritischen Uebersicht«, die als Einleitung dient, und Bemerkungen über die Untersuchungstechnik, folgt der erste, die Untersuchungen umfassende Theil, der im ersten Abschnitt vom Stemma handelt, im zweiten vom zusammengesetzten Auge. Der zweite Theil begreift die Folgerungen, und zwar zuerst bezüglich des Stemma und des zusammengesetzten Auges, vorzüglich von der morphologischen Seite. Der zweite Abschnitt bespricht den Sehvorgang im Facettenauge, und ein dritter geht auf Vergleichungen der Elemente der Retina im thierischen Auge über. C. G.

PANSCH, A. Die Furchen und Wülste am Grosshirn des Menschen. Mit 3 lithogr. Taf. (51 Seiten). 8. Berlin, ROB. OPPENHEIM, 1879.

Die grosse, auf morphologischem Gebiete herrschende Thätigkeit, zeigt sich an wenig Organsystemen so intensiv als am Gehirn, dessen Structurerforschung von den verschiedensten Seiten gleichzeitig in Angriff genommen ist. Darunter nehmen die Untersuchungen über die Oberflächengestaltung des Grosshirns nicht die letzte Stelle ein, und wer bedenkt, wie ehedem das Labyrinth der Furchen und das Gewirre der Windungen als etwas keines tieferen Einblicks Zugängiges betrachtet ward, der wird den Umfang des Fortschrittes würdigen, welcher uns auf diesem Gebiete gegenwärtig entgegentritt. — Das vorliegende Schriftchen, »zugleich als Erläuterung zu dem Hirnmodell« bestimmt, welches der Verfasser anfertigte, ist eine Ausführung der bereits vor 14 Jahren von demselben gegebenen Grundlagen, und bezweckt sammt jenem Modell eine Einleitung ins Studium jener Befunde am Menschenhirn. Die ontogenetischen Zustände bilden den Ausgangspunkt, und wenn der Verfasser darin mit den meisten anderen das gleiche Thema behandelnden Autoren sich auf gleiche Stufe stellt, so vertritt er doch überall mit Geschick und Glück seine eigenen Auffassungen, die auf zahlreiche Beobachtungen gestützt sind. Daran möchten wir, aber keineswegs dem Verfasser zum Vorwurfe, die Bemerkung fügen, dass die schärfere Scheidung der sylvischen Spalte von den Sulcis uns eine Nothwendigkeit dünkt, denn sie ist diesen doch nimmermehr gleichwerthig, da sie aus dem mächtigeren Wachsthume der die primäre sylvische Grube umrandenden Grosshirntheile, vorzüglich des Stirn- und des Schläfenlappens, hervorgeht. Und jene primäre sylvische Grube ist ihrem ganzen Verhalten nach kein den übrigen primären Furchen ohne Weiteres gleichwerthiges Gebilde. Sie ist der erste Ausdruck der Differenzirung der Hemisphären-Oberfläche, durch welchen den grossen Abschnitten eine Abgrenzung zu Theil wird. C. G.

Digitized by Google

Die Nasenhöhlen und der Thränennasengang der amnioten Wirbelthiere.

Von

Dr. G. Born.

(Aus dem anatomischen Institute zu Breslau.)

Mit Tafel XXIII—XXIV und 3 Holzschnitten.

II.

Die Entwicklung des Geruchsorgans beim Hühnchen ist von KÖLLIKER schon vor längerer Zeit so vollständig klar dargelegt worden, dass auf diesem Gebiete nur wenig nachzuholen bleibt. Die diesbezüglichen Angaben finden sich in der Würzburger medic. Zeitschrift Bd. I. 6. 1860 (über die Entwicklung des Geruchsorgans beim Menschen und beim Hühnchen) und in der zweiunddreissigsten Vorlesung seiner Entwicklungsgeschichte des Menschen und der höheren Thiere (Leipzig, 1861 pag. 325 u. f.). Um so auffälliger ist der Mangel eingehender Erörterungen über die Entstehung des Thränennasenganges des Hühnchens in der Literatur. KÖLLIKER hat für diesen Gegenstand nur wenige Zeilen, Entwicklungsgeschichte p. 299: »Der Thränencanal ist keine Ausstülpung der Mundrachenhöhle, wie v. BAER seiner Zeit angenommen hat, sondern anfänglich eine Furche zwischen dem äusseren Nasenfortsatze und dem Oberkieferfortsatze [1]),

[1]) Im Originaltexte steht hier, wohl ein Druckfehler, statt »Oberkieferfortsatz« Unterkieferfortsatz. Am Schlusse meiner ersten Arbeit über den Thränennasengang und die Nasenhöhlen der Amphibien habe ich diesen Druckfehler, ohne es zu bemerken, wiedergegeben. Auf derselben Seite ist, wie ich durch eine freundliche Mittheilung meines Collegen SOLGER erfuhr, ein hässlicher lap-

Digitized by Google

die in zweiter Linie zu einem Canal sich schliesst, eine Angabe, die COSTE zuerst gemacht hat und die ich vollkommen bestätigen kann. Wie die Thränencanälchen sich bilden, ist bis jetzt noch nicht erforscht«.

Die Stelle bei COSTE, auf die sich KÖLLIKER hier bezieht, glaube ich in der Erklärung zu Tafel IV *a* der Histoire générale et particulière du développement des corps Organisés (Paris 1859) gefunden zu haben, wo er zu No. 4 bemerkt: »Bourgeon maxillaire représentant le coté droit de la mâchoire supérieure. Il est en rapport avec l'oeil par son angle postéro-supérieur. Le sillon qui sépare ce bourgeon de l'aile du nez se convertira en canal lacrymal«. Es ist von einem menschlichen Embryo von ungefähr 35 Tagen die Rede. Weiter in der Tafelerklärung von V *a* heisst es: »Bourgeon maxillaire représentant la moitié droite de la mâchoire supérieure. Le sillon primitif, qui séparait ce bourgeon de l'aile du nez et aboutissait par son extrémité postérieure à l'angle interne de l'oeil s'est ici converti en canal lacrymal«. Auf Tafel V *a* ist ein Embryo von ungefähr 40 Tagen abgebildet. Auch KOLLMANN bezieht sich auf diese Stelle (Beiträge zur Entwicklungsgeschichte des Menschen in der Zeitschrift für Biologie Bd. IV pag. 272 Anm. 1). Bei HIS (Untersuchungen über die erste Anlage des Wirbelthierleibes u. s. f. Leipzig 1868) findet sich nur eine einmalige Erwähnung der Thränenfurche pag. 138. Schnittfiguren der Thränencanalanlage fehlen, wie ich schon früher ausgesprochen habe, gänzlich. Bei dem angedeuteten Stande der Dinge werde ich in Allem, was auf die Entwicklung der Nasenhöhle Bezug hat, kurz sein dürfen, um mich hauptsächlich der Darstellung der Entstehung des Thränennasenganges zu widmen. Die ältere Literatur über die Entwicklung des Geruchsorgans hat KÖLLIKER zusammengestellt und gewürdigt. Die angewandten Untersuchungsmethoden haben sich nicht wesentlich geändert, ich verweise deshalb auf meine früheren Arbeiten über dasselbe Thema. Zur Einführung gebe ich einen kurzen Abriss der Entwicklung des Geruchsorgans bis zu dem Stadium, wo die Bildung des Thränennasenganges einsetzt. Meine Angaben weichen nur in ganz unbedeutenden Einzelheiten von denen KÖLLIKER's ab. Die erste Anlage des Geruchsorgans findet man am dritten Tage in Form einer flachen, rundlichen Delle, welche vor dem Auge an der Unter-

---

sus calami stehen geblieben; es muss in den letzten Zeilen statt Chorda dorsalis Medulla spinalis heissen.

Digitized by Google

seite des Grosshirns so gelegen ist, dass die Vertiefung nicht nur abwärts, sondern zugleich seitwärts sieht. Die Delle erscheint von einem erhöhten Sinnesepithel ausgekleidet, das sich an den Rändern continuirlich in die zweischichtige Epidermis fortsetzt. Gaumen und Gesichtsfläche des Kopfes gehen noch im Bogen ohne Grenzen in einander über. Zu einer Tasche oder seitlich comprimirten Grube wandelt sich, soviel ich sehen kann, die Delle dadurch um, dass sich rings an ihrer Peripherie, aber ganz vorzüglich von ihrem hinteren und oberen Rande her eine Falte erhebt und über die Fläche der Delle nach vorn und unten vorwächst. Aehnliches ist von GÖTTE für die Batrachier und von DURSY für die Säuger nachgewiesen worden. Während die Delle einen kreisförmigen Umriss besass, ist der Eingang zu der Tasche natürlich oblong und während jene schief nach aussen sah, sieht dieser gerade nach unten und etwas nach hinten. Sehr bald schwellen die Ränder des Eingangs in die Tasche wulstartig an; dadurch wird die eigentliche Sinnesplatte weiter vom Eingang entfernt und in die Tiefe versenkt. Zugleich aber wird die ganze Tasche am Eingange höher, doch vereinigen sich die angeschwollenen Ränder des Eingangs am unteren Ende nicht, so dass die Nasentasche nach unten in eine sich verflachende Furche ausläuft. Der angeschwollene Innenrand (innerer Nasenfortsatz KÖLLIKER's) erscheint sehr bald als der stärkere und reicht, jederseits nach aussen abgebogen, weiter nach unten herab, als der Aussenrand (äusserer Nasenfortsatz KÖLLIKER's). Da auch die zwischen den Innenrändern der Nasentaschen liegende Partie der vorderen unteren Schädelwand anzuschwellen beginnt, hebt sich nunmehr der internasale Theil des Gesichts mit einer stumpfen Kante von der Gaumenfläche ab; diese stumpfe Kante endet jederseits in das etwas knopfförmig angeschwollene untere Ende des inneren Nasenfortsatzes. Inzwischen ist der Oberkieferfortsatz, der anfänglich (am Ende des dritten Tages) als ein kleiner Auswuchs sich unter dem Auge leistenartig vorzuschieben begann, rasch nach vorn ausgewachsen und hat bald den äusseren Nasenfortsatz erreicht, von dessen unterem Rande ihn eine zuerst seichtere, später tiefere Furche trennt. Sein anschwellendes vorderes Ende drängt dabei nach innen, so dass die Rinne, in die der Eingang zur Nasentasche nach unten auslief, dasselbe zur Aussenwand erhält und dadurch bedeutend vertieft erscheint. Die Rinne durchbricht jetzt den Rand der durch das Auswachsen der Oberkieferfortsätze auch seitlich abgegrenzten Gaumenfläche und erscheint gegen den am Gesicht gelegenen Eingang zur Nasentasche im Win-

Digitized by Google

kel abgesetzt. Um diese Zeit, etwa am Ende des vierten oder am Anfang des fünften Tages werden die ersten Spuren der Thränencanalanlage deutlich, daher will ich bei diesem Stadium etwas länger verweilen. KÖLLIKER hat (pag. 330 seiner Entwicklungsgeschichte in Fig. 160 1) eine Abbildung des Kopfes eines Huhnes aus dieser Zeit gegeben, ich verweise darauf und auf meine Figur 1, die nach einem etwa 12 Stunden älteren Thiere gezeichnet ist. Die Oeffnungen der Nasengruben sind noch einfach, noch ist keine Scheidung in Apertura externa und primitive Choane eingetreten. Sie liegen grösstentheils am Gesicht, das sich in einer stumpfen, nach oben ausgerandeten Stufe von der Gaumenfläche abhebt. Diese abgerundete, quergelagerte Stufe bildet die vordere Grenze der Gaumenfläche, die seitlichen Grenzen bilden in etwas mehr als einem rechten Winkel gegen diesen Vorderrand eingestellt die Oberkieferfortsätze. Gerade in dem Winkel, in dem der leistenartige Rand der Gaumenfläche aus der transversalen in eine annähernd sagittale Richtung umbiegt, durchbricht ihn die Nasenöffnung. Der den Rand des Gaumens durchschneidende und auf ihn übergreifende Theil der Nasenöffnung führt in eine während dieses Tages an Breite abnehmende, dagegen an Tiefe zunehmende Rinne (*Nr* Fig. 1 Taf. XXIII), er erscheint in einem medialwärts offenen Winkel gegen den am Gesicht liegenden Theil abgeknickt. Betrachten wir letzteren zuerst etwas genauer. Er erscheint je nach dem Fortschreiten der Entwicklung breiter oder schmäler oval; da die Nasenhöhle, zu der die Oeffnung den Eingang bildet, nicht gerade nach hinten sondern schräg nach aussen eingegraben ist, liegt anfänglich der vorderste Theil der Innenwand bloss; nie konnte ich an derselben eine Spur einer Einsenkung zur Anlage eines Jacobson'schen Organs wahrnehmen, wie sie von DURSY für Säuger und Reptilien in diesen frühen Stadien ganz richtig beschrieben und abgebildet worden ist. Die aufgewulsteten Ränder, welche die Nasenöffnungen umgeben, ragen zwischen den Augen nur sehr wenig hervor und der mittlere Theil des internasalen Septums tritt am Anfange dieses Tages noch vertieft gegen die angeschwollenen Innenränder der Nasenöffnung zurück, die Breite des internasalen Septums (mittlerer Stirnfortsatz) ist jetzt noch grösser als die Entfernung des Aussenrandes des Nasenloches vom Auge. Der innere Nasenfortsatz begrenzt mit einem knopfartigen, nach unten und hinten auf den Gaumen umgeschlagenen Ende (*k* Fig. 1) auch die Nasenrinne von innen her, während der äussere Nasenfortsatz nicht so weit herab-

Digitized by Google

reicht, sondern in der Begrenzung der Nasenrinne von aussen durch das kolbig aufgetriebene, vordere Ende des Oberkieferfortsatzes ersetzt wird. An der Innenseite des Oberkieferfortsatzes bemerkt man bei günstiger Beleuchtung schon jetzt einen schwachen Längswulst, die Anlage der Gaumenplatte des Fortsatzes (*Og*). In Figur 1 sieht man sehr deutlich, wie das vordere Ende derselben den Eingang in die Nasenrinne von unten her umkreisend in das knopfförmige, auf den Gaumen umgebogene Ende des inneren Nasenfortsatzes übergeht. Aeusserer Nasenfortsatz und Ende des Oberkieferfortsatzes grenzen in einer Rinne (*Thr*) aneinander, welche aus dem Nasenloche mit kaum merklicher Steigung quer nach aussen zieht; dieselbe endigt in der ringförmigen Furche, welche den Augapfel von seiner Umgebung absetzt. Sehr bald übrigens hebt sich an der inneren Umrandung des Augapfels ein halbmondförmiger Wulst ab (*Mn* Fig. 1), der die erste Anlage der Nickhaut darstellt. Nur die Spitze des äusseren Nasenfortsatzes stösst direct an die Nickhautanlage resp. den Augapfel an; im Uebrigen schiebt sich von oben her das dreiseitige Ende (Fig. 1 und 2) einer ringförmigen Erhebung, die nach hinten und unten in die Wurzel des Oberkieferfortsatzes übergeht und auf der der Augapfel wie eingelassen sitzt, ein. Der Saum dieses Augenhügels, wie ihn KOLLMANN nennt, l. c. pag. 272, schiebt sich concentrisch über das Auge hinweg und wird so zum Lide; am oberen Rande des Oberkieferfortsatzes macht sich schon in Figur 1 eine Andeutung davon geltend. Die durch Ueberhängen des Endes des Oberkieferfortsatzes etwas nach oben gewandte quere Furche zwischen diesem und dem äusseren Nasenfortsatze ist die Thränenrinne der Autoren, welche sich zum Thränencanal schliessen sollte.

Nach den Schnitten und nach Wachsmodellen ergibt sich, dass sich die eigentliche Nasentasche in ihrem oberen Grunde verbreitert und nach unten verschmälert (vergl. Fig. 10). Das untere verschmälerte Ende des »birnförmigen« Frontalschnittes ist etwas nach aussen gestellt; gegen dieses ist dann der schräg nach innen und unten ziehende Durchschnitt der Nasenrinne an der Aussenwand in einem ziemlich scharfen Winkel abgeknickt. In diesen Winkel legt sich das vorspringende untere Ende der Innenwand, der Durchschnitt des knopfförmigen Endes des inneren Nasenfortsatzes, abgerundet ein (vergl. *k* Fig. 1 u. 10). So entsteht gerade entsprechend der Grenze zwischen der die seitliche Nasenhöhlenwand bildenden Fläche des äusseren Nasenfortsatzes und des Oberkieferfortsatzes eine Rinne, die dadurch noch vertieft wird, dass der äussere Nasenfortsatz über ihr einen

Digitized by Google

schwachen, abgerundeten Vorsprung bildet, die Anlage der primären oder mittleren Nasenmuschel, während unter ihr das vordere Ende der Gaumenleiste des Oberkieferfortsatzes ebenfalls wulstartig nach innen drängt. Die Anlage der mittleren Muschel, welche sich dem Gesagten zu Folge schon vor Abtrennung der Apertura externa von der Choane zeigt, beginnt anfänglich niedrig dicht hinter dem Eingang in die Nasenhöhle; nach hinten zu wird der Wulst etwas deutlicher, er setzt sich mit seinem Ende an die hintere Wand der Nasentasche an. Ueber ihm bemerkt man in der hinteren Hälfte der Nasenhöhle eine zweite seichte Vorbuchtung der Seitenwand (M_2 Fig. 10), dies ist die erste Andeutung der secundären oder oberen Muschel der Vögel. Hohes Riechepithel kleidet die ganze obere und hintere Seite der Nasentasche aus, erstreckt sich aber nicht bis an den Eingang, offenbar ist durch das Wachsthum der gewulsteten Ränder die ganze Geruchsplatte schon etwas in die Tiefe versenkt. Von der Decke aus überzieht an der lateralen Wand das hohe Epithel die Anlage der oberen Muschel und den oberen Abhang des Wulstes der primären, wie dies in Fig. 11 noch besser, als in Fig. 10 zu sehen ist: an der medialen Wand (Nasenscheidewand) geht es noch ein wenig tiefer herab.

In das Ende des vierten oder in den Anfang des fünften Tages fällt das erste Auftreten des Thränennasenganges. In der ganzen Länge der oben näher beschriebenen Thränenfurche von dem Eingang zur Nasentasche bis zur Nickhautanlage findet man, am besten auf Sagittalschnitten, die die ziemlich frontalstehende Gesichtsfläche annähernd senkrecht treffen, eine zapfenartige Einwachsung des Epithels in das kernreiche, embryonale Bindegewebe der Cutis. Fig. 4 stellt dieselbe von einem Schnitte in der Nähe der Nasenöffnung, Fig. 5 von einem Schnitte derselben Serie in der Nähe des Auges dar. In Fig. 5 erscheint der Zapfen wohl hauptsächlich deshalb breiter, weil hier die sagittale Schnittrichtung weniger senkrecht zur Hautoberfläche steht; übrigens ist zu bemerken, dass der Zapfen sich früher am Augen- als am Nasenende der Furche zeigt und an letzterem auch späterhin von geringeren Dimensionen gefunden wird. Der Zapfen geht meist gerade von dem Grunde der Furche aus, die das nach oben überhängende Ende des Oberkieferfortsatzes mit dem äusseren Nasenfortsatze bildet. Der Zapfen ist schräg nach unten und innen gerichtet. Da derselbe sich auf jedem Schnitte findet, stellt die ganze Anlage eine leistenartige Einwachsung der Epidermis dar. Anfänglich erscheint der Zapfen von beinahe parallelen

Digitized by Google

Rändern begrenzt, je länger er wird, um so mehr macht sich auch eine Auftreibung des rundlichen Endes geltend. Die Epidermis ist zu dieser Zeit zweischichtig, eine Lage platter Zellen deckt von aussen hohe Cylinder, welche letztere nach innen auf einer scharf gezeichneten Basementmembran aufsitzen. Die platten Zellen ziehen über die Stelle der Einwachsung hinweg, und folgen nur der schärferen oder seichteren Einbiegung des Schnittprofils, welche durch die Thränenfurche verursacht wird; die Epithelleiste wird nur durch Proliferation der Cylinderzellenschicht geliefert. Diese und die Basementmembran biegen continuirlich in den Zapfen um. Ist der Epithelzapfen schmal, wie am Nasenende (Fig. 4) oder bei der ersten Entwicklung, so findet sich in dem schmalen Raume zwischen den einander zugewandten Enden der basalen Cylinderzellen des Zapfens ein fädlich körniges Protoplasma mit Kernen, das sich auf günstigen Schnitten in Spindeln, die der Längsachse des Zapfens parallel gestellt sind, zerlegen lässt; ist der Zapfen breiter (Fig. 5), so füllen mehrere Lagen polyedrischer Zellen den Zwischenraum aus; nirgends ist eine Spur von einem Lumen zu sehen. In der nächsten Umgebung des Zapfens sehe ich jetzt eine deutliche Vermehrung der Bindegewebskerne, die sich concentrisch um ihn anordnen.

Am Ende des fünften Tages, resp. am Anfange des sechsten, erfolgt der Abschluss der Apertura externa von der Choane; ich schildere die Entwicklungsvorgänge hinter einander weg bis zu der Höhe, die sie am Ende des sechsten Bebrütungstages erreicht haben. Zu dem erwähnten Abschlusse führt ein starkes Wachsthum der den Eingang in die Nasentasche begrenzenden, aufgewulsteten Ränder; dieselben heben sich mehr zwischen den Augen hervor, wobei natürlich gleichzeitig die Sinnesplatte weiter in die Tiefe versenkt wird und der vor ihr gelegene Raum, der mit niedrigem Epithel ausgekleidet ist, an Tiefe gewinnt; die Entfernung des Aussenrandes des Naseneingangs vom Auge wächst dabei erheblich und der Eingang selbst verengert sich bis zur Spindelform. Mit dem äusseren Nasenfortsatze verbreitert sich auch der Oberkieferfortsatz und hebt sich höher von der Gaumenfläche ab; endlich kommen das untere Ende des äussern Nasenfortsatzes und das obere Ende des Oberkieferfortsatzes mit der gegenüberliegenden Wand des inneren Nasenfortsatzes in Berührung und verschmelzen mit demselben (Fig. 2 und 3). Die Verschmelzung findet, wie die Schnitte lehren, zuerst

Digitized by Google

an einer begrenzten Stelle in der Tiefe statt, so dass die schräg nach unten und innen abgehende Nasenrinne bei äusserer Ansicht verschmälert, aber nicht geschlossen erscheint; bald jedoch wird die Verschmelzungsstelle in der Richtung von vorn nach hinten ausgedehnter, so dass nur eine seichte Rinne, die zwischen äusserem Nasen- und Oberkieferfortsatze einerseits und dem knopfförmigen Ende des innern Nasenfortsatzes andrerseits vom Gesicht auf den Gaumen führt, die Stelle der früher klaffenden Spalte andeutet. In diese Rinne mündet von der lateralen Seite her die ebenfalls seichter gewordene Thränenfurche ein, entsprechend der Grenze zwischen äusserem Nasen- und Oberkieferfortsatze. Am Gaumen bleibt zwischen dem auf denselben umgebogenen Ende des innern Nasenfortsatzes und der Spitze der schwach leistenförmigen Erhebung, die die Anlage der Gaumenplatte des Oberkiefers darstellt, ein rundliches, nur nach vorn gegen die Verschmelzungsstelle spitz ausgezogenes Loch, dies ist die primitive Choane (*Ch* Fig. 3). Sie liegt beinahe in der Flucht der Innenfläche des Oberkieferfortsatzes. Im internasalen Theile des Gesichts ist die vorher zwischen den gewulsteten Innenrändern des Naseneingangs gelegene Vertiefung ganz ausgefüllt, ja es springt schon ein kleiner Höcker der sich auch stärker gegen die Gaumenfläche absetzt, merklich zwischen den Nasenlöchern hervor. Es wächst nämlich der internasale Theil des Gesichts vorzüglich in der Medianebene und am unteren Rande. In diesem Höcker ist eine erste Andeutung des späteren Schnabels zu erkennen. Der vordere rechte Winkel der Stufe, mit dem bisher die Gesichtsfläche auf den Gaumen umbog, nähert sich mehr einem spitzen. Dass die Thränenfurche flacher wird, habe ich schon erwähnt, es kommt dies namentlich auf Rechnung des Wachsthums des äusseren Nasenfortsatzes, der dadurch den Niveauunterschied gegen das früher überhängende Ende des Oberkieferfortsatzes ausgleicht. Von dem Augenrande des Oberkieferfortsatzes grenzt sich die Lidfalte deutlicher ab (*L* Fig. 2), ich komme besser später im Zusammenhange auf dieselbe zurück.

Nach der Verschmelzung des inneren Nasenfortsatzes mit dem äusseren und dem Oberkieferfortsatze führt von der spindelförmigen Apertura externa aus über die Verwachsungsstelle hinweg ein kurzer mit niedrigem Epithel ausgekleideter Gang ziemlich horizontal nach hinten zur eigentlichen Riechgrube. Mit der Erhebung der Ränder der Nasenhöhle, namentlich mit der Bildung des Schnabelhöckers, nimmt derselbe an Länge rasch zu. Dabei macht sich sogleich

Digitized by Google

eine halbkreisförmige Einbuchtung der ganzen lateralen Wand dieser »Vorhöhle« nach innen merklich, es ist dies die erste Andeutung der sogenannten Vorhofsmuschel. Hinten setzt sich dieselbe gegen die Anlage der mittleren Muschel dadurch ab, dass beim Uebergang des Vorhofs in die eigentliche Nasenhöhle der Binnenraum plötzlich viel breiter wird. An der Verschmelzungsstelle selbst zieht sich das Epithel des Gesichts, des Gaumens und der Nasenhöhle zugespitzt in das kernreiche Bindegewebe hinein; in letzterem sieht man entsprechend jener von dem unteren Ende der Nasenhöhle einen Streif spindelförmiger Zellen gegen die Furche am Gaumen hinziehen; die Spindeln sind der Länge des Streifens parallel gestellt, eine Erscheinung, die wohl als Wirkung des Druckes der gegeneinander drängenden Wülste aufzufassen ist. Auf dieselbe Ursache führe ich es zurück, dass um diese Zeit im Innern des Vorhofs die Epithellagen der innern und äussern Wand zur Berührung und Verschmelzung kommen, so dass das Lumen desselben bald ganz verschwindet. Von der primitiven Choane aus führt hinter der Verwachsungsstelle zuerst ziemlich steil ein mit niedrigem Epithel ausgekleideter Gang zur Riechgrube. Ueber die weitere Ausbildung der Gaumenplatte des Oberkieferfortsatzes, der Muschelwülste und der zwischen diesen an der Seitenwand der Nasenhöhle verlaufenden Rinnen gibt Fig. 11 besser, als eine weitläufige Beschreibung, Aufschluss. Bemerken will ich, dass die primäre Muschel etwas über die Verwachsungsstelle hinaus nach vorn reicht. An der Anlage des Thränennasenganges lassen sich folgende Veränderungen constatiren. Am Augenende der Thränenfurche erscheint auf Frontalschnitten der eingesenkte Grund des weiter in die Länge gewachsenen Epithelzapfens kreisförmig verbreitert. Anfänglich ist der »Hals«, mit dem diese kreisförmige Verbreiterung der Epidermis ansitzt, kurz und erscheint beinahe noch so breit, wie vorher der ganze Zapfen; jemehr sich aber die Auftreibung des eingesenkten Endes vergrössert, um so auffälliger wird eine nicht bloss relative, sondern auch absolute Verschmälerung (und Verlängerung) des Halses; d. h. zwischen den Cylinderzellen, die der Basementmembran aufsitzen, schwindet jede Zwischenschicht. Das Innere der kreisförmigen Auftreibung wird von deutlich polyedrischen Zellen eingenommen, auf deren Vermehrung die ganze Erscheinung beruht (vergl. Fig. 6 und 7). Dabei finden sich allmälig Abweichungen von der rein runden Form vor; das eingesenkte Ende bekommt einseitige Auftreibungen und erscheint stellenweise parallel der Hautoberfläche comprimirt, ohne dass jedoch zwischen den Zellen im Innern je eine

Digitized by Google

Lücke zu sehen wäre. Die geschilderten Veränderungen schreiten vom Augenende der Thränenleiste rasch gegen das Nasenende vor. Doch ist vor Allem zu bemerken, dass das Stück derselben, welches in dem innersten Theil der Thränenfurche enthalten ist, der in dem aufgetriebenen Rande der Apertura externa selbst gelegen ist, und in die flache von dem untern Ende der Apertura externa zum Gaumen ziehende, senkrechte Furche von lateralwärts einmündete (vergl. Fig. 2), alle diese Veränderungen nicht durchmacht, sondern auf der Stufe eines einfachen kurzen Zapfens stehen bleibt, um späterhin, wie unten noch näher zu besprechen, mit der weiteren Erhebung der Ränder des Nasenloches ganz zu verschwinden.

Vom Ende des sechsten Tages an verwischen sich die als besondere Fortsätze beschriebenen Reliefbildungen immer mehr. Der internasale Theil wächst deutlicher in einer conischen, abgerundeten Kuppe als Schnabel hervor (vergl. Fig. 9); oder um das oben von mir gebrauchte Bild einer Stufe, mit der das Gesicht auf den Gaumen übergeht, weiterzuführen: der obere (vordere) mit dem Scheitel nach vorn und unten sehende rechte Winkel der Stufe wird zu einem spitzen ausgezogen, der untere (hintere) mit dem Scheitel nach hinten und oben eingestellte rechte Winkel wird allmälig stumpfer; doch bleibt die Unterseite des Schnabels noch lange sowohl gegen die primitive Gaumenfläche, als auch gegen die über letztere sich nach innen hinschiebende Gaumenplatte des Oberkieferfortsatzes nach unten abgebogen; — eine schwache Andeutung davon restirt noch beim erwachsenen Huhne. Vor dem Rande der Apertura externa, welche am sechsten Tage noch ziemlich lang ist, am achten und neunten aber kürzer und rundlicher wird, bildet die internasale Kuppe jederseits einen überhängenden Saum; dadurch erscheint diese Oeffnung mehr nach den Seiten hin eingestellt, eine Eigenthümlichkeit, die sich aber schon in den nächsten Tagen mit der Zuspitzung des Schnabels etwas verliert. Durch diese frontal vorgeschobene Lamelle wird der Eingang in die Vorhöhle winklig geknickt und zwar um das jetzt schon sehr deutliche vordere Ende der Vorhofsmuschel herum (vergl. Fig. 9). Vom äussern Nasenfortsatze scheidet sich der mediale Theil, welcher dem Wachsthum der Nasengegend nach vorn als Seitenwand der Nasenhöhle folgt, von dem lateralen Theile ab, welcher mit dem Augenhügel vereinigt eine Falte zur Bildung des Lides über das Auge hinweg vorwachsen lässt. Auch vom Oberkieferfortsatze scheidet sich ein Lidtheil (vgl. Fig. 2 und 9 *L*) in immer zunehmender Breite ab; doch bleibt, wie

Digitized by Google

Fig. 9 zeigt, der vom Oberkieferfortsatze gelieferte Lidantheil von dem vom äusseren Nasenfortsatz stammenden durch einen gebogenen Wulst geschieden, so dass die über diesem Wulst sichtbare seichte Querrinne sich als Rest der früheren tiefen Thränenfurche documentirt; schon am achten Tage gleicht sich auch dieser Niveauunterschied aus. Die Stelle, an der dieser Rest der Thränenrinne auf das Auge trifft, gerade entsprechend der Grenze zwischen Oberkieferfortsatz und äusserem Nasenfortsatze, bleibt zuerst in der Lidbildung zurück, so dass sich schon darin die spätere Kürze des Lides am inneren Augenwinkel begründet findet. Zwischen dem später ausführlich zu behandelnden Gaumenfortsatze und dem Lidantheile des Oberkiefers bleibt ein hinten schmaler, vorn breiter, nach unten ragender Wulst übrig, die Lippenleiste (vergl. Fig. 11), welche vorn mit dem früheren inneren Nasenfortsatze, dem Schnabelhöcker, zusammenhängt. Die Furche, welche bisher zwischen beiden vom äusseren Nasenloche nach unten über die Gesichtsgaumenkante hinweg zur Choane zog, verwischt sich zwar, doch ist jetzt das Ende des Oberkieferfortsatzes gegen den Schnabelhöcker beinahe in einem rechten Winkel abgeknickt; erst sehr allmälig gleicht sich dieser Winkel aus. Das mediale Ende der Thränenfurche, welches in die eben erwähnte, jetzt verwischte Rinne einmündete, verschwindet fast ganz (vgl. Fig. 2 mit 9) und der von derselben ausgehende medialste Theil der Thränenleiste, welcher, wie schon oben erwähnt, sich nicht weiter entwickelt hatte, wird wieder in die Epidermis eingezogen. Gerade da, wo die vom Lide herkommende frontale Fläche des äusseren Nasenfortsatzes zur Bildung der Seitenwand der Nasenhöhle ziemlich plötzlich in eine mehr sagittale Richtung umbiegt, findet sich über dem oberen Ende des Oberkieferfortsatzes eine scharfe Einziehung, die lateralwärts in den seichten Rest der Thränenrinne übergeht; diese Einziehung erhält sich noch am achten Tage, wenn die Thränenrinne selbst spurlos verschwunden ist. Von ihr aus sieht man schon beim 7tägigen Hühnchen recht deutlich eine schmale weisse Linie an der Stelle der früheren Thränenfurche quer nach aussen bis auf den freien Rand des Lides ziehen (Alkoholpräparat); sie zeigt die entweder schon von der Epidermis abgelöste oder in der Ablösung begriffene Epithelleiste äusserlich an. Das mediale Ende derselben, das der besprochenen Einziehung entspricht, bleibt mit der Epidermis am längsten in Zusammenhang, vielleicht steht damit die Entstehung der Einziehung in Zusammenhang. Beim achttägigen Hühnchen findet man, dass sich nahe am medialen Ende von der weissen

Digitized by Google

Linie eine zweite breitere abgezweigt hat, die nach oben zieht aber nicht ganz bis zum freien Lidrande reicht, während die untere schmälere jetzt sogar mit einem weissen Knötchen frei über den Lidrand hinwegragt. Das laterale Ende der schmalen weissen Linie erscheint dabei etwas im Bogen nach unten abgebogen. Da inzwischen das Lid an Breite stark zugenommen hat, muss auch die Epithelleiste an Länge sehr zugenommen haben. Der obere breite Ast ist die Anlage des oberen Thränenröhrchens, — dasselbe mündet niemals an der äusseren Lidfläche aus, sondern verbindet sich, wie später noch ausführlich abzuhandeln, gleich mit dem Epithel der inneren Lidfläche; das untere Thränenröhrchen geräth erst allmälig vom freien Rande des Lides auf die Augenfläche desselben. Das Relief, welches sich jetzt an dem äusseren Rande des Nasenloches zeigt, unterlasse ich genauer zu beschreiben, eine Andeutung davon gibt Fig. 9; es steht dasselbe zur Ausbildung der Vorhofsmuschel und der Einbuchtung der Seitenwand, über welche diese von oben her hinweggekrümmt ist, in Beziehung, wie dies GEGENBAUR des genaueren Jenaische Zeitschrift Bd. VII p. 7 beschrieben hat. Dagegen muss ich bei der Ausbildung der Gaumenplatte des Oberkieferfortsatzes noch einen Augenblick verweilen. Das vordere Ende der ersten Andeutung derselben hängt in Fig. 3 durch eine schwache Furche äusserlich geschieden, mit dem auf den Gaumen umgebogenen knopfförmigen unteren Ende des inneren Nasenfortsatzes vor der Choane zusammen; während nun die ganze Gaumenleiste breiter wird und nach innen drängt, zieht sie dieses in sich ein, so dass das vordere Ende derselben direct an die zwischen den Choanen gelegene Unterseite des Schnabels angrenzt. Ueber diese hinweg schieben sich die vorderen Enden der Gaumenplatten bei zunehmender Breite derselben immer mehr gegen einander zusammen, so dass die freie Unterseite des Schnabels am achten Tage kaum halb so breit ist, als am sechsten; wohl in Folge des Druckes bilden sich an der Unterseite des Schnabels zwischen den primitiven Choanen zwei halbmondförmige Fältchen. Am achten Tage ist die Unterseite des Schnabels gegen die seitlich daran angrenzenden vorderen Enden der Gaumenwülste noch rinnenartig vertieft, vom neunten Tage an gleicht sich der Niveauunterschied allmälig aus, doch bleibt die Zusammensetzung dieser Gegend aus drei Theilen noch beim erwachsenen Huhne kenntlich. Mit dem, wie später ausführlicher zu erörtern, relativ sehr grossen Längenwachsthume des vorderen Abschnittes der Nase nimmt auch dieser vor den primitiven Choanen gelegene Boden der Vorhöhle und des

Digitized by Google

vorderen Theiles der eigentlichen Nasenhöhle an Länge ausnehmend zu; die Entfernung der primitven Choane von der Lippenleiste wächst vom siebenten bis zum neunten Tage ganz unverhältnissmässig rasch, doch scheint mir die Annahme einer weitergehenden Verschmelzung der Gaumenplatte mit der Unterfläche des Septums beim Huhne unnöthig und vor Allem kaum zu erweisen. Am achten Tage etwa bilden die Gaumenplatten zwei, von der Innenseite der Oberkiefer in deren ganzer Länge medialwärts vorspringende rundliche Wülste, die in der Ansicht von unten her die primitiven Choanen mit ihren vorderen Enden verdecken. Zwischen ihnen bleibt eine Furche, deren Grund von der Schädelbasis gebildet wird. (Fig. 9). Vorn endet die Furche quer gegen die mit den vorderen Enden der Gaumenwülste, wie beschrieben, verbundene und mit diesen beinahe in einem Niveau gelegene Unterseite des Schnabels. In den Ecken der vorderen queren Endlinie der Furche öffnen sich jederseits zwei in das Innere führende Canäle, diese Oeffnungen sind eben die primitiven Choanen. Von dem genannten Termine an wachsen aus den Gaumenwülsten zwei dünnere Platten nach innen hervor, vorn natürlich immer im Zusammenhange mit der Unterseite des Schnabels; am elften Tage etwa erreichen sie sich in der Mittellinie ohne aber dort mit einander zu verschmelzen; sie decken die Furche, in welche sich die primitiven Choanen öffneten, zu. So münden fortan letztere nicht direct in die Mundhöhle, sondern in einen secundär von dieser abgetrennten aber beim Huhne immer mit ihr durch eine Spalte (secundäre Choane) communicirenden Raum, der sich hinten bis an die Schädelbeuge erstreckt. Zweigetheilt wird dieser »Nasenrachengang« noch dadurch, dass sich von der Basis des Schädels (dem primitiven Gaumen) eine Scheidewand nach unten herabsenkt, an die sich von beiden Seiten her die dünnen Innenränder der Gaumenplatten unten anlegen.

Die innere Gestaltung der Nasenhöhle lässt sich vom 6—8tägigen Hühnchen an entweder direct an Medianschnitten des Kopfes oder noch besser an guten Schnittserien und darnach gearbeiteten Modellen studiren. Alles nähert sich jetzt mehr dem Bilde, wie wir es vom erwachsenen Huhne kennen. Man unterscheidet den Vorhof als gesonderten, schmäleren und höher gelegenen Raum von der breiteren eigentlichen Nasenhöhle, die oben (Riechgrube) mit hohem Epithel ausgekleidet ist und sich unten durch die primitive Choane in die Mundhöhle (Nasenrachengang) öffnet. Anfänglich steigt der Gang, der zur primitiven Choane führt, ziemlich steil und kurz nach innen und

Digitized by Google

unten ab; mit dem fortschreitenden Längenwachsthume des vor demselben gelegenen Bodens wird der Canal immer länger und schräger, schliesslich verwischt sich die Stelle der primitiven Choane ganz und der Uebergang in den Nasenrachengang wird ein ganz allmäliger. Die Längenverhältnisse der beiden Abtheilungen der Nasenhöhle sind jetzt ganz andere, als späterhin. Beim ausgewachsenen Huhne ist der Vorhof gemessen von dem Vorderrande der Apertura externa bis zu der queren Leiste, die sich vom hintern Ende der Vorhofsmuschel zum Septum hinüberzieht, eben so lang, wie die eigentliche Nasenhöhle, gemessen von dieser Leiste bis zur Hinterwand. Beim 7tägigen Huhne betrug die erste Distance an einem genau gearbeiteten Modelle nur ein drittel der zweiten. Der Vorhof ist eben eine erst später zu der eigentlichen Nasengrube hinzutretende, accidentelle Höhle und erreicht darum auch erst später seine volle Ausbildung. Ferner fällt die erhebliche Höhe der Nasenpartie im Verhältniss zur Länge derselben, verglichen mit den entsprechenden Dimensionen beim erwachsenen Huhne, auf: — Erst allmälig wächst der zwischen den Augen eingesenkte Ethmoidaltheil des Gesichts zwischen diesen hervor und zur vollen Länge aus; natürlich muss nach dem eben Gesagten das Längenwachsthum des Vorhofs noch relativ viel rascher, als das der eigentlichen Nasenhöhle sein.

Endlich bemerke ich die Dicke der Wände und aller von diesen einragenden Fortsätze im Verhältniss zu der Schmalheit der Nasenhöhle im Lichten (vergl. dazu Fig. 12). Offenbar sind bis zu dieser Zeit und noch eine Weile nachher die Wände und die Wandeinragungen das bestimmende Moment für die Form der fast nur spaltförmigen Nasenhöhle. Dass im Vorhofe die Epithelflächen sogar zur Berührung und Verschmelzung kommen, ist schon erwähnt, diese Verschmelzung löst sich erst am Ende der Bebrütung. Betrachten wir die einzelnen muschelförmigen Einragungen genauer, so präsentirt sich die Vorhofsmuschel jetzt als eine walzenförmige, am vordern freien Ende knopfförmig in die Apertura externa vorspringende Einragung der lateralen Wand. Die Veränderungen derselben am 9., 10., und 11. Tage bestehen darin, dass sich das Lumen (oder richtiger die verschmolzenen Epithelflächen) der Vorhöhle an der Innenseite dieser bisher breit aufsitzenden und auf dem Querschnitte rundlichen Einragung höher hinaufzieht; dadurch verschmälert sich die Ansatzstelle und rückt gleichzeitig mehr gegen die Decke hinauf; dabei nimmt die ganze Vorhofsmuschel sehr erheblich an Höhe zu.

Digitized by Google

Dies geschieht theilweise auf Kosten des Bodens des Vorhofes der noch am achten Tage ebenso hoch, wie dieser selbst erschien, am 11. aber schon kaum halb so hoch gefunden wird. An der Austiefung des Bodens der Vorhöhle nimmt der hintere Rand desselben nicht Theil, so dass sich derselbe allmälig zu einer vom hinteren Ende der Vorhofsmuschel zum Septum quer hinüberziehenden Leiste ausbildet, die von GEGENBAUR l. c. näher gewürdigt worden ist; in derselben verläuft der Ausführungsgang der seitlichen Nasendrüse. Während so die Vorhofsmuschel das Ansehen einer vom oberen Rande der Seitenwand zum Boden herabhängenden Platte annimmt, erleidet sie gleichzeitig noch dadurch eine Veränderung, dass sich die laterale Wand der Vorhöhle immer mehr in die Platte eindrängt, und dieselbe nach aussen concav gekrümmt erscheinen lässt. Das vordere freie, knopfförmige Ende der Vorhofsmuschel wird in ähnlicher Weise und in Zusammenhang mit dem festsitzenden Theile, durch eine Falte mehr von unten her eingebaucht, die in der Fortsetzung der Einragung der Seitenwand vom unteren Rande der Apertura externa aufsteigt; um diese Falte oder Leiste ist zum Schluss das freie Ende der Nasenmuschel von vorn und oben her kappenförmig herumgeschlagen. Die Einragung und in ihrer Fortsetzung die Falte sind selbst wieder nach aussen concav gekrümmt, vergl. GEGENBAUR l. c. Tafel II Fig. 15. Veränderungen im selben Sinne, wie sie eben von der Vorhöhle beschrieben wurden, spielen sich auch in der eigentlichen Nasenhöhle ab. Das Lumen vergrössert sich mit dem Wachsthum der ganzen Ethmoidalregion auf Kosten der Wände, ursprünglich dicke Wülste darstellende Einragungen werden zu verhältnissmässig dünnen Platten und krümmen sich allmälig; wenigstens gilt dies von der primären Muschel, während die secundäre die Form eines dreiseitig pyramidalen Wulstes mit abgerundeter Spitze, welche sie von Anfang an besitzt, beibehält. An einem guten Modell, das nach einer Serie sagittaler Schnitte durch den Kopf eines siebentägigen Hühnerembryos gefertigt wurde, stellte die primäre Muschel noch einen dicken, ziemlich queren, mit dem freien Rande nur wenig nach unten gerichteten Wulst dar, der mit seinem vorderen und hinteren Ende so an die Wand der Nasenhöhle festgewachsen ist, dass die zwischen ihm und der Gaumenplatte des Oberkiefers gelegene Nische nur nach innen von seinem freien Rande, am Septum hin, mit der über ihm gelegenen Nische, in der die secundäre Nasenmuschel liegt, communicirt. Die ganze Nasenhöhle nimmt an Breite zu, aber noch rascher

Digitized by Google

wächst diese Einragung in der genannten Dimension, so dass der freie Rand derselben sich erst nach unten und dann wieder in die Höhe zu krümmen anfängt, dabei wird die relative Dicke derselben immer geringer; zuerst wird dies am festsitzenden Rande merklich (M_1 Fig. 12, vergl. dazu die früheren Stadien aus Fig. 11 und 10), während der freie Rand noch kreisförmig aufgetrieben erscheint. In dieser Auftreibung ist, wie es scheint, das Material für die weitere Breitenzunahme enthalten. Diese Veränderung schreitet an der Muschel vom vorderen Ende gegen das hintere hin vor, so dass ersteres schon das Aussehen einer gerollten Platte zeigen kann, während das letztere noch einfach wulstartig erscheint. Schliesslich stellt die Muschel bekanntlich eine $1^1/_2$ Mal eingerollte Platte dar. Erwähnen will ich noch, dass etwa am achten Tage sich über dem hinteren Ansatz der primären Muschel eine Ausstülpung der Nasenhöhle nach vorn lateralwärts neben letzterem hin ausbildet, der sogenannte Orbitalsinus. Am 11. Tage hat derselbe schon solche Dimensionen angenommen, dass er nach vorn bis zur Einmündungsstelle des Thränennasenganges reicht.

Die Thränencanalleiste folgt der sich über das Auge hinschiebenden Lidfalte, ihr Augenende wird immer nahe am freien Rande der letzteren (vergl. oben das über die weisse Linie Gesagte) gefunden; die ganze Leiste muss mithin stark in die Länge wachsen, in Abzug davon kommt, wie oben schon erwähnt, der kurze dem Nasenloche zunächt gelegene Abschnitt der Leiste, welcher sich nicht weiter entwickelt hat und verstreicht. Am Ende des sechsten Tages beginnt sich gleich hinter dem Augenende am freien Lidrande der eingesenkte und verdickte Theil der Leiste von der Epidermis abzulösen. Das embryonale Bindegewebe durchbricht den schmal gewordenen Hals des Zapfens (vergl. Fig. 7 und 8, beide von demselben Kopfe, erstere ist näher der Nase, als letztere) und vereinigt sich von beiden Seiten her. Spuren dieses Vorgangs sieht man stellenweise noch eine Zeit lang darin fortbestehen, dass der Querschnitt des abgelösten Theiles und die Epidermis an der fraglichen Stelle gegen einander zipfelförmig ausgezogen erscheinen. Wenn der abgelöste Theil tiefer in die Cutis einsinkt, bemerkt man mitunter einen zellfreien, nur mit Lymphe gefüllten Spalt, dessen Ränder dicht von Kernen belagert sind, von demselben gegen die Epidermis ziehen. Auch wenn diese Anzeichen geschwunden sind, lässt sich die Abschnürungsstelle noch lange an der Störung der regelmässigen Structur der Cutis, die sie daselbst aufweist, erkennen; die Kerne erscheinen

Digitized by Google

verschoben, die Fasern wie verwirrt, das Ganze macht den Eindruck einer Art Narbe. Das Augenende der Leiste bleibt mit der Epidermis, soviel ich sehen kann, immer in Verbindung und stellt, wie ich gleich bemerken will, späterhin die Ausmündung des unteren Thränenröhrchens dar. Wenn die ganze Leiste schon von der Epidermis abgeschnürt ist, steht das Nasenende noch mit derselben in Verbindung; vielleicht hängt die sehr charakteristische Einziehung, die sich eine Zeit lang an dieser Stelle erhält, mit diesem Umstande zusammen. Am 7. Tage endlich löst sich auch dieses vordere Ende der Leiste von der Epidermis los und fängt an sich in die Tiefe zu versenken. Dabei kommt es sehr bald neben den Grund der unter der primären Muschel befindlichen Nische zu liegen und seine vorderste Spitze geräth sogar unter die untere Wand dieser Nische (vergl. Fig. 12). Ich will damit nicht sagen, dass diese Lageveränderungen nicht auch theilweise auf Rechnung der seitlichen Ausdehnung jener Nische selbst zu stellen wären, nur findet jedenfalls eine Einsenkung des vorderen Endes des Epithelstranges in dem Sinne statt, dass dasselbe um die Stelle herum, wo der Epithelstrang in der Nähe der Epidermis bleibt, als Mittelpunkt einen Kreisbogen durch die weiche Cutis hindurch nach unten und hinten beschreibt. Gewöhnlich am 8. Tage tritt das vordere Ende des annoch ganz soliden Epithelstranges mit dem Epithel der unteren Wand der erwähnten Nische in Berührung und verschmilzt bald darauf mit demselben. Die Stelle entspricht in der Richtung von vorn nach hinten gerade dem Anfange der primitiven Choane (in einem Schnitte hinter dem, den Fig. 12 darstellt, fand sich die Verbindung); an dem noch wulstförmigen Gaumenfortsatze des Oberkiefers entspricht sie etwa der Grenze zwischen der horizontalen oberen und senkrecht abfallenden medialen Seite. Wenn die horizontale Gaumenplatte weiterhin bis zur Mittellinie vorwächst, wird die Ausmündungsstelle des Thränencanals vollständiger von der Mundhöhle abgetrennt und findet sich nun an der oberen Seite dieser Platte unter einer halbmondförmigen Falte. Bis dahin finden aber noch mannigfache Veränderungen statt. Einmal nimmt der ganze Epithelstrang an Durchmesser stark zu, die Zellanhäufung in seinem Innern macht sich nicht nur, wie oben beschrieben, dadurch merklich, dass das Augenende über den Lidrand als ein Knötchen vorragt, sondern auch dadurch, dass am 9. Tage das Nasenende in Form eines Pfropfes in das Lumen der Nasenhöhle einspringt. Bis zum 12. Tage wird dieser Pfropf wieder in die Wand eingezogen, so dass der

Digitized by Google

Zugang zu demselben unter einer Falte stattfindet. Der Höhendurchmesser des Pfropfes betrug um diese Zeit im Mittel 300 μ, am 9. Tage etwa 165; diese Zahlen sollen nur eine Andeutung von dem starken Wachsthum des soliden Epithelstranges geben und haben selbstverständlich keinen Anspruch auf absolute Gültigkeit. Die Einziehung des Pfropfes hängt offenbar mit dem raschen Längenwachsthum der den Epithelstrang umgebenden Nasenwände, dem der letztere nicht ganz zu folgen vermag, zusammen. Uebrigens ist der Epithelstrang am 10. Tage noch vollständig solide und stellt dann eine der umfangreichsten reinen Epithelanhäufungen dar, die ich kenne. Die Zusammensetzung bleibt immer dieselbe: Zu äusserst auf der Basementmembran sitzen Cylinder, das Innere ist ganz von polygonalen Zellen angefüllt. Da sich das vordere Ende der Thränencanalleiste, um mit der Nasenhöhle in Verbindung zu treten, nach unten und hinten einsenkt, während das Lidende sich über den immer stärker vorgewölbten Augapfel hinwegschiebt und somit selbst weiter nach vorn verlegt wird, so darf es nicht Wunder nehmen, dass späterhin in frontalen Serien das letztere in weiter nach vorn liegende Schnitte fällt, als das erstere. Schon am 7. Tage beginnt die Bildung des oberen Thränenröhrchens; dieselbe ist etwa am 9. vollendet. Die Angaben meiner vorläufigen Mittheilungen sind hier der Correctur bedürftig; wie ich jetzt sehe, ist das Augenende der Thränenleiste nie verzweigt, sondern stets einfach; das obere Thränenröhrchen bildet sich durch Sprossung aus dem schon von der Epidermis abgelösten Epithelstrange; damals wurde mir eine Gabelung der Epithelleiste durch die etwas complicirten Bilder, welche die Schnitte durch das Augenende und die beginnende Lidfalte liefern, vorgetäuscht. Geht man an Sagittalschnitten eines Hühnerkopfes vom Ende des 7. Tages, die die Thränencanalanlage ziemlich genau quer treffen, vom Anfange derselben am freien Lidrande gegen die Nase zu, so erscheint die abgelöste Thränencanalanlage auf den ersten Schnitten, die in den Bereich des Lidwulstes fallen, als ein kleiner Kreis (Fig. 13 Th_1) (Durchmesser von etwa 50 μ). In einem der Schnitte, die durch den am meisten nach aussen reichenden Theil der Rinne gehen, welche an dem Oberkieferfortsatze den sich bildenden Lidwulst markirt, tritt plötzlich über diesem Epithelkreise etwa in derselben Tiefe in der Cutis, wie dieser, ohne jeden Zusammenhang mit der Epidermis ein zweites grösseres epitheliales Gebilde auf (Durchmesser etwa 100 μ Fig. 14 Th_2), das auch in den einwärts folgenden Schnitten auftritt, gegen das untere aber spitz

Digitized by Google

ausgezogen erscheint und bei frühen Stadien sich schon nach drei Schnitten mit demselben zu einem langen Epithelstreifen (bis 500 μ) vereinigt (Fig. 15 Th_1 u. Th_2). Das obere verdickte Ende des Epithelstreifens gleicht in Bezug auf den Durchmesser von vorn nach hinten dem oberen freien Th_2, das untere verdünnte dem Th_1, daher habe ich in Fig. 15 diese Buchstaben an die entsprechenden Enden des Epithelstreifens gesetzt. Den abgebildeten Umriss behält der Epithelstrang in einer grösseren Reihe von Schnitten, erst sehr allmälig wird der Streifen niedriger; zwischen Fig 15 u. 16 liegen nicht weniger wie 17 Schnitte von ungefähr 0,02 mm Dicke; erst nahe der Nasenhöhle erscheint die Schnittfigur wieder in allen Dimensionen annähernd gleichmässig und geringer ausgedehnt. Behandelt man den Strang in einem Modell des ganzen Gesichts vom 7. Tage als Canal, so sieht man noch deutlicher, dass aus der Thränencanalanlage bald neben der Nasenhöhle sich nach oben hin ein mit sehr breiter Basis aufsitzender, dicker Epithelzapfen entwickelt hat, dessen frei in das Bindegewebe lateralwärts und nach oben vorragendes Ende auf den Sagittalschnitten als isolirtes Epithellager (Th_2 Fig. 14) imponirte. Ueber diesen Auswuchs hinaus verlängert sich die abgelöste Thränencanalanlage in sehr verringerten Dimensionen bis auf den freien Lidrand (Fig. 13 Th_1). Am 8. Tage ist der freie Theil des Epithelsprosses viel länger und seine Basis schmäler geworden, es findet also von der lateralen Seite her einschneidend eine Art von Spaltung des vorher zapfenartig in die Höhe gewachsenen Epithelstranges statt; dabei fällt die Grösse der oberen, auf diesem Wege abgelösten Sprosse im Vergleich zur unteren noch mehr ins Auge. Zum oberen Thränenröhrchen wird erstere dadurch, dass sie etwa am 9. Tage durch das Lid hindurchwächst und mit dem Epithel an der Innenseite desselben, im Grunde des Conjunctivalsackes am innern Augenwinkel, in Berührung tritt und verschmilzt. Bis zu dieser Zeit und noch während der folgenden Tage wuchert, wie erwähnt, das Epithel des ganzen Stranges überaus stark. Die Anlage des oberen Thränenröhrchens tritt demnach sogleich mit der Stelle des Conjunctivalsackes in Verbindung, an der sie auch beim erwachsenen Huhne gefunden wird, während die Ausmündungsstelle des unteren Thränenröhrchens allmälig vom freien Rande der Lidfalte auf die innere Seite überwandern muss. Etwa am 12. Tage beginnt die Lumenbildung vom Nasenende des Epithelstranges aus, indem von der Spalte, in die sich (siehe oben) der Pfropf eingezogen hatte, eine Lichtung in denselben eindringt. Die Epithelmassen liegen nicht gleichmässig um

Digitized by Google

dieselbe herum, sondern der Haupttheil derselben buchtet die Lichtung unregelmässig von einer Seite ein, während an allen andern sie nur eine, wie es scheint, zweischichtige Zelllage umgibt, oder auch, es bleibt ein runder Pfropf am vorderen Ende hängen und von ihm aus zieht sich durch die vordringende Lichtung ein dünner Epithelstrang oder eine dünne wandständige Leiste, die denselben mit dem noch soliden Epithellager am Augenende verbindet. In dem letzteren fand ich einmal concentrisch geschichtete, scharf abgegrenzte Epithelkugeln, ähnlich den bekannten »Epithelperlen« im Krebsgewebe. Die Beendigung der Lumenbildung in der Thränencanalanlage und die weiteren Schicksale derselben, den Einschluss in Knochen u. s. f. habe ich nicht eingehender berücksichtigt. Die wesentlichsten Resultate meiner Untersuchungen fasse ich dahin zusammen: Beim Huhn tritt die Thränencanalanlage in Form einer soliden, von der Epidermis ins Bindegewebe eingewucherten Leiste auf, die sich bis auf das laterale Ende am Auge von der Epidermis abschnürt und mit dem medialen mit der Nasenhöhle in Verbindung setzt; der abgelöste, solide Epithelstrang repräsentirt den späteren einfachen Thränennasengang und das untere Thränenröhrchen, das obere Thränenröhrchen sprosst aus diesem Strange secundär hervor. Die Lumenbildung beginnt am Nasenende und beruht auf einem Auseinanderweichen, nicht auf einer Auflösung der Epithelzellen.

In Bezug auf die Form und Entwicklung des knorpligen und knöchernen Skelets der Ethmoidalregion beim Huhne, kann ich im Wesentlichen auf die ausführliche Darstellung verweisen, die W. K. Parker in seiner vortrefflichen Abhandlung: On the Structure and Development of the Skull of the Common Foul (Gallus domesticus) in den Philosophical Transactions (Received November 25. 1868 — read February 11. 1869) von diesem Gegenstande geliefert hat. Einen principiellen Unterschied von der Auffassung dieses Autors muss ich für meine Anschauungen darin constatiren, dass ich Parker's simple cartilage, ebenso wie Huxley (vergl. die Anmerk. bei Parker l. c. pag. 767), nicht für Knorpel, sondern nur für indifferentes Gewebe halten kann. Dehnt man den Begriff Knorpel auf Gewebe aus, die keine deutliche, festere hyaline Zwischensubstanz besitzen, die für die einzelnen Zellen Kapseln bildet und sich in Hämatoxylin und den meisten Anilinfarben stark tingirt, so verliert derselbe jede Bestimmtheit und man kömmt am Ende dazu, auch alle bis jetzt für Hautknochen bei den höheren Wirbelthieren aufgefassten Skelettheile als knorplig präformirt zu betrachten, denn die dicht gedrängten Ma

Digitized by Google

sen embryonaler Zellen und Kerne, die an den bezüglichen Stellen der Knochenablagerung vorausgehen, unterscheiden sich für unsere Hülfsmittel kaum von dem prächondralen Gewebe. In der That nimmt PARKER einen, wie er freilich hinzufügt, nur sehr vorübergehend knorpligen Pterygopalatinbalken an, den ich durchaus nicht bestätigen kann; die Anlage des Palatinums unterscheidet sich nicht von dem des Praemaxillare, Maxillare, Jugale oder irgend eines anderen Hautknochens (vergl. übrigens bei PARKER l. c. Taf. 81 Fig. 6 und 11, 11 *A* und 11 *B*). Besondere knorplige Hörner, in die am 4. Tage die von dem Pituitarraum aus zwischen den Augen und zwischen den Nasenhöhlen nach vorn ziehende, einfache Fortsetzung der Trabekel auslaufen soll (PARKER pag. 759) kann ich demgemäss auch nicht als bestehend anerkennen. Soviel ich sehe, beginnt meist erst am Anfang des 7. Tages von den vor dem Pituitarraum verschmolzenen, schon hyalin knorpligen Trabekeln aus sich ein mittlerer Zug im Gewebe des zu dieser Zeit noch sehr breiten Interorbitalseptums zu verdichten und allmälig in Hyalinknorpel umzuwandeln, derselbe entspricht der verdickten Basis des späteren Interorbital- und Internasalseptums; die Veränderung schreitet in der Richtung von hinten nach vorn vor. Etwa am Ausgang des 7. Tages erreicht er das vordere Ende der Nasenhöhlen. Das Knorpelgebilde erscheint hier auf dem Frontalschnitte »tear chaped«, wie es PARKER bezeichnet, ungefähr in Form eines langgezogenen Tropfens, während es zwischen den Augen nach oben zu einer dünnen Platte ausgewachsen ist, welche sogar schon eine schmale, horizontal liegende Decke über den Riechnerven und den hintersten Abschnitt der Nasengruben gebildet hat (PARKER's aliethmoidale). Am 8. und 9. Tage wächst der zuerst knorplige untere Rand nach oben zum vollständigen Internasalseptum und dann auch, immer mit vorausgehender Verdichtung des Gewebes, über die Nasenhöhlen hinaus nach vorn aus: PARKER's Prämaxillarknorpel. Bald verbreitet sich vom oberen Rande des Internasalseptums der Knorpel als Decke über die ganze Nasenhöhle und senkt sich dann über die Seitenflächen herab, um den knorpligen Einragungen derselben Stützen zu geben. Die von PARKER Taf. 83 Fig. 4 gezeichneten Lücken im knorpligen Septum sind in der prächondralen Verdichtung nicht vorhanden, sondern kommen erst bei der Knorpelbildung zu Stande. Der Process der Knorpelbildung schreitet im Ganzen von hinten nach vorn vor, so dass am 9. Tage die Vorhofsmuschel noch keine knorplige Stütze besitzt, während solche in

Digitized by Google

den eigentlichen Nasenmuscheln schon vorhanden sind. Dabei ist der Unterschied zu registriren, dass die knorplige Seitenwand der Schleimhaut-Oberfläche der secundären Muschel folgt, also das Aussehen einer Einstülpung der Knorpelwand von aussen nach innen darbietet, in die primäre Muschel dagegen einen soliden plattenförmigen horizontal nach innen ragenden Auswuchs hineinschickt, der, während er am freien Rande wächst, also breiter wird, zugleich der Aufrollung der Muschel nachgibt. Unter dem Ansatze der primären Muschel bildet die knorplige Seitenwand noch eine senkrecht herabhängende Leiste als Aussenwand für die unter jener befindliche Nische; dieselbe reicht aber nicht ganz bis zum vorderen Ende der letzteren. Ein knorpliger Boden ist im Bereiche der eigentlichen Nasenhöhlen nie in nennenswerther Ausdehnung vorhanden. Die hinteren Enden der primären und secundären Muschel werden nicht von oben, sondern von vorn her mit knorpligen Stützen versehen. Am 10. und 11. Tage endlich bildet sich auch das Knorpelskelet der Vorhöhle vollständig aus, indem sich gerade an der Grenze gegen die eigentliche Nasenhöhle der Knorpel von oben her vollständig um das hintere Ende der Vorhöhle herumbegibt, so dass auch die quere Leiste am Boden eine Stütze erhält und am Ende das Knorpelblatt (am 14. Tage etwa) den unteren Rand des Septums erreicht. Doch bleiben, wie schon PARKER beschreibt, die Seitenwand und Decke der eigentlichen Nasenhöhle von den entsprechenden Knorpelwandungen des Vorhofs durch eine tiefe Spalte geschieden, vergl. dazu seine Fig. 11 und die Durchschnittsbilder 1—9 auf Taf. 86. Bei der Bildung der Decke des Vorhofes wächst von oben eine einfache Knorpelplatte in die Vorhofsmuschel hinein, die dann von hinten her in das vordere freie Ende der letzteren eindringt. Ebenso wird von hinten her die die Apertura externa umgebende Falte ausgefüllt und endlich schliessen sich die Knorpelblätter vor derselben zu einer Schale neben dem Prämaxillarknorpel zusammen. Die äusserst merkwürdige Thatsache, dass der verdickte untere Rand des knorpligen Septums, der zuerst gebildet wird, wenigstens im vorderen Theile des Vorhofs, sowie der ganze Prämaxillarknorpel, nachdem letzterer in der zweiten Woche der Bebrütung eine erhebliche Dicke und Länge und eine Ausbildung zu vollkommenstem Hyalinknorpel mit reichlicher Intercellularsubstanz erreicht hat, gegen das Ende der Bebrütung wieder resorbirt werden, hat PARKER schon angegeben. Der Prämaxillarknorpel bildet nach diesem Autor gewissermassen das »Modell« (p. 788 unten), auf welchem die Praemaxillaria,

Digitized by Google

beim erwachsenen Huhne die Hauptstützen des Schnabels, geformt werden. Doch bleibt trotz dieser bildlichen Erklärungsweise PARKER's das Wesen dieses Knorpels, der embryonal so hoch entwickelt ist und dann noch während der Eizeit wieder schwindet, ohne dass er etwa dem bekannten Processe der endochondralen Verknöcherung unterläge, sehr eigenthümlich. Für eine vergleichend anatomische Herleitung sind nur sehr fernliegende Anknüpfungspunkte gegeben, so dass der am nächsten liegende Vergleich mit dem innern Theile des MECKEL-schen Knorpels bei den höheren Thieren auch nicht ganz zutreffend erscheint. Die Resorption geschieht von einem den Knorpel umgebenden Lymphraume aus unter ganz ähnlichen histologischen Erscheinungen, wie ich sie von der Aufsaugung der Trabekularhörner am Anurenschädel (Morphol. Jahrb. Bd. II p. 619) genauer beschrieben habe. In Bezug auf die Knochenentwicklung verweise ich ganz auf PARKER.

Die erste Andeutung der Bildung der seitlichen Nasendrüsen bemerkte ich am 8. Tage der Bebrütung. Sie erscheint als so*lider* Auswuchs des Epithels der Innenwand des Vorhofes nahe am hintern Ende desselben, genau entsprechend der späteren Einmündungsstelle der Drüse, wie sie von KÖLLIKER sammt dem ganzen Verlaufe des Ausführungsganges neuerdings beschrieben worden ist Gratulationsschrift der Würzburger Universität zum 40jährigen Jubiläum von F. v. RINECKER »über das Jacobson'sche Organ des Menschen pag. 10). Von der Einmündungsstelle aus verlängert sich der auf Frontalschnitten rundliche Epithelstrang, der in einer flachen Rinne des knorpligen Septums über dem verdickten unteren Rande desselben liegt, nach hinten, so dass er am 9. Tage den hinteren Rand des Vorhofs erreicht hat und mit seinem Ende schon in die den Vorhof von der eigentlichen Nasenhöhle abgrenzenden Leiste quer nach aussen umbiegt. Bei einem 10tägigen Hühnchen war der immer noch solide Epithelstrang durch die erwähnte Leiste hindurch bis zur Seitenwand der Nasenhöhle gewachsen; dort liegt er gerade nach aussen von dem Ansatze des Knorpels der primären Muschel und theilt sich in zwei, drei Aeste, die ungefähr in derselben Höhe weiter nach hinten ziehen. Von diesen Aesten aus beginnt bald darauf die Bildung der eigentlichen Drüse. Beim 14tägigen Hühnchen fand ich im Ausführungsgange der Drüse ein weites Lumen. Auf die Aehnlichkeit, die dann der Querschnitt des Ganges nach Lage und Form mit dem bekannten Bilde des Jacobson'schen Organs beim Säuger resp. beim Menschen zeigt, hat KÖLLIKER schon hingewiesen. Doch ist die Aehnlichkeit, glaube ich, eine rein äusserliche, denn die Entstehungs-

Digitized by Google

geschichte beider Bildungen ist grundverschieden; das Jacobson'sche Organ der Säuger ist sehr frühzeitig, vor jeder Muschel- und Knorpelbildung bei noch einfacher Nasenspalte, als hohle Ausstülpung der Riechgrube angelegt, daher von Anfang an mit hohem Sinnesepithel ausgekleidet; dieser Drüsengang zeigt sich sehr spät, ist anfänglich solid und wächst vom Epithel des Vorhofs aus, kurz unterscheidet sich in seiner Entwicklung in nichts von anderen Drüsengängen. Doch gestehe ich zu, dass die Homologisirung der seitlichen Nasendrüse der Vögel mit der der Saurier wegen der Verschiedenheit der Ausgangsstelle und dem daraus resultirenden abweichenden Verlaufe des Ausführungsganges auch sehr schwierig erscheint. Eine paarige Gaumendrüsenanlage bildet sich später, als die Nasendrüse. Beim 9tägigen Hühnchen fand ich etwa in einer Frontalebene mit der Apertura externa jederseits in geringer Entfernung von der Medianebene vom Epithele des Gaumens zwei kurze Zapfen ins Bindegewebe einragen. Bei einem 10tägigen Hühnchen waren daraus zwei solide Epithelstränge geworden, die nahe über dem Epithel der Mundhöhle horizontal nach hinten verliefen. Von diesen geht dann in den folgenden Tagen die Bildung der eigentlichen Drüse aus. Ein einziges Mal fand ich bei einem Huhne von 11 Tagen eine sonderbare Abnormität; die Epithelstränge waren sehr kurz, auf beiden Seiten ungleich; dafür hatte der Thränencanal von seiner Einmündungsstelle in die Nasenhöhle aus zwei blinde Ausläufer in die Gaumenschleimhaut nach vorn getrieben, die auf den Frontalschnitten als Epithellager von mächtigem Umfange imponirten. Dieser Ausläufer des Thränennasenganges reichte nach vorn bis neben das hintere Ende der kurzen Gaumendrüsenanlage. Den Bowman'schen Drüsen ähnliche Krypten scheinen auch beim Huhne nicht zu fehlen.

Auf eine Vergleichung der beim Hühnchen gewonnenen Resultate mit den einschlagenden Verhältnissen anderer Vögel habe ich von vorn herein wegen Mangels an entwicklungsgeschichtlichem Materiale Verzicht geleistet. Ueber die Formen der Nasenhöhle und Muscheln der verschiedensten Vögel findet man bei GEGENBAUR (Jenaische Zeitschrift VII »Ueber die Nasenmuscheln der Vögel«) genaue Angaben und Abbildungen. Die grosse Uebereinstimmung, die sich aus dieser Arbeit für die wesentlichsten Verhältnisse durch die ganze Classe ergibt, lässt auch für die Entwicklungsgeschichte der fraglichen Theile keine fundamentalen Abweichungen erwarten. Für

Digitized by Google

einen Vergleich mit den Sauriern, speciell mit Lacerta, habe ich im ersten Theile dieser Arbeit das nöthige Material geliefert, dabei stellt sich heraus, dass die Formirung der Nasenhöhle anfänglich beim Huhne in ganz ähnlichen Bildern verläuft, wie bei der Eidechse. Hier, wie dort, fügt sich an die zur Tasche umgewandelte flache ursprüngliche Riechgrube nach unten eine Rinne, die auf den Gaumen durchschneidet, an; die Wandung der Rinne stellen das verdickte vordere Ende des Oberkieferfortsatzes und der innere Nasenfortsatz her. Diese Wände treten mit einander in Berührung und verschmelzen endlich, dadurch zerfällt der bisher einfache Naseneingang in Apertura narium externa und primitive Choane. Durch das Vorwachsen der die Apertura externa umgebenden Ränder bildet sich vor der die Riechgrube enthaltenden eigentlichen Nasenhöhle secundär ein »Vorhof« aus. In der eigentlichen Nasenhöhle entsteht schon vor der Trennung der Choane und Apertura externa an der lateralen Wand ein zuerst sehr wenig abgesetzter Vorsprung, die Anlage der mittleren Muschel, diese begrenzt mit dem nach innen drängenden vorderen Oberkieferfortsatze an der Seitenwand der Nasenhöhle eine Rinne, in die sich das verdickte untere Ende des Septums einlegt und mit deren Epithel das vordere Ende der abgelösten Thränencanalleiste in Verbindung tritt. Auf dem Frontalschnitt der Nasenhöhle kann man in Folge dessen einen oberen birnförmigen mit dem verdünnten Ende schräg nach unten aussen gestellten Abschnitt, dessen Grund und Seitenwände grösstentheils mit hohem Riechepithel bekleidet sind, von einem unteren, der im Winkel gegen ersteren abgesetzt nach unten und innen verläuft, und niedrigen Epithelbesatz zeigt, unterscheiden (vgl. dazu Fig. 23 der vorigen Arbeit mit Fig. 10 u. 11 der vorliegenden). Die kurz angeführten Verhältnisse kehren in der Entwicklungsgeschichte der Saurier und in der des Huhnes in ganz ähnlicher Weise wieder. Die Abweichungen, die sich beim Huhne dem Beobachter aufdrängen, lassen sich eines Theils als Weiter- und Neubildungen aus dem bei den Sauriern Gegebenen charakterisiren. Dahin gehören: die Aufrollung der primären Muschel; die Schnabelbildung; die Entstehung einer zweiten Einbuchtung der lateralen Wand der eigentlichen Nasengrube über der primären Muschel, also einer secundären Muschel u. s. f. Letztere soll nach Gegenbaur bei den Tauben fehlen. Ueber die Muschelfrage im Allgemeinen habe ich im ersten Theile dieser Arbeit so ausführlich gesprochen, dass ich mich hier wohl darauf ohne Zusatz beziehen kann. Zweitens kommen Reductionen gegenüber dem, was die

Digitized by Google

Saurier besitzen, vor. Hierhin gehört vor Allem der vollständige Mangel des Jacobson'schen Organs. Es gelang mir, sowenig wie FLEISCHER und anderen Untersuchern, in irgend einem Stadium auch nur eine Andeutung von der Anlage eines solchen zu entdecken. Damit ist freilich nicht ausgeschlossen, dass sich nicht bei andern Vögelarten im erwachsenen oder in embryonalen Zuständen Spuren eines solchen finden könnten. Dass ich den Ausführungsgang der seitlichen Nasendrüse nicht als Rest dieses merkwürdigen Organs anerkennen kann, habe ich oben pag. 424 auseinandergesetzt. Es ist vielleicht nicht ohne Bedeutung, dass dieses Organ bei den beiden Classen, bei denen die Nase zum Schnabel verlängert und mit einem Hornüberzuge versehen wird, bei Vögeln und Schildkröten, vollkommen zurückgebildet ist. Endlich setzen eine Reihe von Veränderungen beim Huhne in einem bestimmten Stadium ein, die dann der weiteren Entwicklung der Theile ein von dem bei den Sauriern Beschriebenen abweichendes Gepräge verleihen. So ähnelt sich die Bildung und das Aussehen der primitiven Choane anfangs in beiden Classen sehr vollkommen, weiterhin aber kommt, wie ich im ersten Theile der Arbeit ausführlich beschrieben habe, bei Lacerta in der vordern Hälfte dieselbe in der Weise zum Abschluss, dass die von der eigentlichen Nasenhöhle zur Mundhöhle führende Spalte theils ganz verlegt, theils von der Nasenhöhle abgetrennt und zur Mundhöhle geschlagen wird, während die hintere Hälfte der Choane sich späterhin in eine Furche am Dache der Mundhöhle öffnet, die übrigens auch durch Verbreiterung der Gaumenplatten bis zur Mittellinie in eine Art Nasenrachengang (Lygosoma) umgestaltet werden kann. Beim Huhne bildet sich ein unvollkommen geschlossener Nasenrachengang aus, in den sich die primitive Choane so öffnet, dass die Grenze zwischen beiden schliesslich kaum festzustellen ist, aber kein Theil derselben kommt, soviel ich sehe, zum Verschluss. Dieser Unterschied hängt wohl wesentlich mit dem Mangel eines so mächtigen, im unteren Rande des Septum gelegenen Gebildes, wie des Jacobsonschen Organs, bei den Vögeln zusammen.

Merkwürdige Abweichungen bietet nach meinen bisherigen Untersuchungen die Entwicklungsgeschichte des Thränennasengangs bei den drei Classen, den Amphibien, Reptilien und Vögeln dar. Ueberall zwar erscheint die erste Anlage desselben in Form einer von der Epidermis in die Cutis einwachsenden Epithelleiste, sehr verschieden gross erscheint aber der Theil des späteren Thränennasenganges, der direct, primär von der abgelösten Epithelleiste geliefert

Digitized by Google

wird. Nebenstehende, schematische Holzschnitte sollen die Verhältnisse im Groben erläutern. In vollen Strichen sind die Theile gehalten, welche sich direct von der Epidermis abschnüren, in punktirten Strichen die secundär durch Aussprossung des von seiner Matrix abgelösten Epithelstranges entstandenen. Ueberall ist der Einfachheit halber die Anlage bis an das Nasenloch (*Na*) heran und bis auf den freien Lidrand hinauf gezeichnet. Fig. 1 zeigt die Anlage des Thränennasenganges, wie ich sie bei den Amphibien gefunden habe: Aus der Epithelleiste entsteht der einfache Thränennasengang in seiner ganzen Länge und beide Thränenröhrchen. Bei Lacerta dagegen Fig. 2 schnürt sich direct von der Epidermis nur das der Theilungsstelle des einfachen Thränennasenganges zunächst liegende Stück des hinteren Thränenröhrchens ab, alles übrige wächst aus diesem, wenn es sich von der Epidermis abgelöst hat, secundär hervor. Beim Huhne (Fig. 3) entstammen der Epithelleiste direct der einfache Thränennasengang und das ganze hintere Thränenröhrchen, das vordere ist ein späterer Spross des frei gewordenen Epithelstranges. Ob nicht auch am nasalen Ende der Anlage des einfachen Thränennasenganges zur Verbindung mit der Nasenhöhle ein secundäres Auswachsen stattfindet, will ich dahin gestellt sein lassen. Trotz dieser merklichen Differenz in der Entstehungsgeschichte des Thränennasenganges bei Huhn und bei der Eidechse ist das Endresultat, abgesehen von der späteren Verschiebung des Nasenendes bei letzterer, doch ziemlich ähnlich. Also wahrscheinlich in Correlation mit der veränderten Ausbildungsweise anderer Theile, vielleicht der Augen, kann eine ursprüngliche Anlage, wie die Epithelleiste des Thränennasenganges, bei der niederen Classe, den Reptilien, eine stärkere Reduction erfahren, als bei dem Repräsentanten der höher stehenden Vogelclasse, dem Huhne, und doch kann zuletzt auf Umwegen ein ganz ähnliches Endresultat der Gesammt-Entwicklung erreicht werden.

Fig. 1.

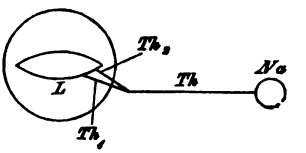


Fig. 2.

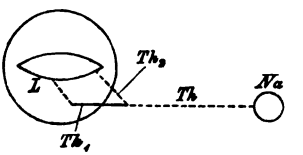
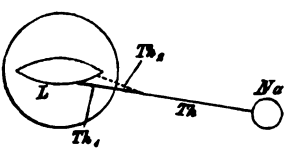


Fig. 3.



Digitized by Google

Ich komme wieder dazu mit meinem ceterum censeo zu schliessen: die Ontogenese ist namentlich deswegen eine höchst unvollkommene Recapitulation der Phylogenese, weil die Artbildung, d. h. die Neubildung und Veränderung anatomischer Charaktere meist schon während der Ontogenese einsetzt, und nicht beim erwachsenen Thiere, mag auch die Fixation der Veränderungen erst in späten Lebensaltern erfolgt sein.

Breslau, 3./12. 1878.

Erklärung der Abbildungen.

Tafel XXIII u. XXIV.

Allgemein gültige Bezeichnungen.

N Nasenhöhle,
aN Apertura narium externa,
Nr Nasenrinne,
Ch primitive Choane,
S Septum,
iN innerer Nasenfortsatz,
k unteres knopfförmiges Ende desselben,
aN äusserer Nasenfortsatz,
O Oberkieferfortsatz,
Og Gaumenleiste des Oberkieferfortsatzes,
M_1 primäre Muschel,
M_2 secundäre Muschel,
Thr Thränenfurche (der Autoren),
Th Thränencanalanlage,
Th_1 Anlage des unteren (hinteren) } Thränenröhrchens,
Th_2 Anlage des oberen (vorderen) }
E Epidermis,
Cu Cutis,
L Lid,
MN Nickhaut, resp. deren Anlage.

Tafel XXIII.

Fig. 1. Hälfte des Kopfes eines Hühnchens vom 5. Bebrütungstage (Mitte) in der Ansicht von vorn und etwas von unten, etwa 10 Mal vergrössert.

Fig. 2. Kopf eines Hühnchens vom 6. Tage von vorn, 7 Mal vergrössert.

Digitized by Google

Fig. 3. Derselbe Kopf von unten und etwas von der Seite, ein wenig stärker vergrössert.

Die folgenden 5 Bilder sind alle in 130—140facher Vergrösserung gezeichnet.

Fig. 4. Aus einer Serie sagittaler Schnitte durch den Kopf eines Huhnes vom 5. Tage, Stück eines Schnittes in der Nähe der Nasenöffnung.

Fig. 5. Aus derselben Serie in der Nähe des Auges.

Fig. 6. Theil eines Schnittes aus einer sagittalen Serie durch einen Kopf vom Anfang des 6. Tages in der Nähe des Auges.

Fig. 7. Ende des 6. Tages, sagittaler Schnitt in der Nähe der Nase.

Fig. 8. Aus derselben Serie, Schnitt näher dem Auge.

Tafel XXIV.

Fig. 9. Vorderansicht des Kopfes eines Hühnerembryos vom 7. Tage, ungefähr 7 Mal vergrössert.

Die folgenden Figuren sind alle bei 35facher Vergrösserung gezeichnet, grau sind die bindegewebigen Bestandtheile, schwarz die epithelialen gehalten.

Fig. 10. Stück eines Frontalschnittes durch den Kopf eines Huhnes vom 5. Tage.

Fig. 11. Ebenso vom 6. Tage.

Fig. 12. Ebenso vom 8. Tage.

Fig. 13—16. Die letzten 4 Figuren entstammen einer Serie von Sagittalschnitten durch einen Hühnerkopf vom Ende des 7. Tages. Wenn Figur 13 als erster Schnitt (von 20 μ Dicke) bezeichnet wird, so ist 14 der 4., 15 der 7. und 16 der 24.

Digitized by Google

Geonemertes chalicophora

eine neue Landnemertine.

Von

Prof. Dr. Ludwig Graff.

Mit Tafel XXV — XXVII und 1 Holzschnitt.

Die beiden grossen Gärten Frankfurt's, der zoologische und der Palmengarten, haben mir bereits viel interessantes Material geliefert. So fand ich in ersterem die auf Limulus polyphemus schmarotzende Planarie und letzteren habe ich wiederholt mit grossem Erfolge auf Landplanarien abgesucht. Neben O. F. Müller's Pl. terrestris, die daselbst sehr häufig ist, fand sich auch eine Landnemertine, die in den folgenden Zeilen beschrieben werden soll, da wir von keinem einzigen dieser Thiere eine etwas eingehendere Darstellung besitzen.

Bekanntlich hat Semper[1]) auf den Palau-Inseln die erste landbewohnende Nemertine entdeckt und ist diese Geonemertes palaensis durch v. Kennel[2]) kürzlich etwas genauer untersucht worden. Die zweite Landnemertine hat dann v. Willemoes-Suhm[3]) auf Bermuda gefunden und als Tetrastemma agricola beschrieben. Ich will nun zuerst eine Darstellung vom Baue dieser dritten, von mir auf-

---

[1]) C. Semper. »Reisebericht« Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. XIII. 1863. pag. 559.

[2]) J. von Kennel. »Beiträge zur Kenntniss der Nemertinen« Arb. aus d. zool.-zoot. Inst. Würzburg, Bd. IV. 1878. pag. 361—375. Tab. XIX Fig. 4 bis 8, 12—14, 17—20.

[3]) R. von Willemoes-Suhm. »Von der Challenger-Expedition VIII«. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. XXIX. 1877. pag. CXIX — und »On a Land-Nemertean found in the Bermudas«. Ann. and Mag. Nat. hist. S. 4. Vol. XIII. 1874. pag. 409—411. Pl. XVII Fig. 1—3.

Digitized by Google

gefundenen Art geben und daran einige kurze Bemerkungen über die wahrscheinliche Heimat sowie über das Verhältniss derselben zu den vorhergenannten beiden Arten anschliessen. — Ich fand das Thier ausschliesslich in und auf der Erde eines Blumentopfes im Palmenhause. Das grösste Exemplar maass 12 mm Länge bei $^2/_3$ mm Breite im Ruhezustande und ist in Fig. 1 abgebildet. Die fast drehrunden, vorn und hinten allmälig verschmälerten Thiere krochen meist langsam an der Oberfläche der Erde, wobei sie sich oft um das Doppelte ihrer Länge dehnten oder auf die Hälfte verkürzten, die aus der Erde herausgegrabenen Individuen waren meist in einer Röhre verborgen, welche aus einer sehr dünnen aber festen, glashellen Haut — dem erhärteten Secret der Epidermis — und zahlreichen, damit verklebten Erdpartikelchen bestand. Bei plötzlichem, starkem Begiessen der Erde bildeten sich auch die an der Oberfläche kriechenden Thiere solche Röhren, aus denen sie erst nach einiger Zeit hervorkamen. Brachte ich dagegen eine solche Röhre mitsammt dem darin enthaltenen Thiere in ein Gefäss mit reinem Wasser, so verliess das Thier sofort seine Röhre um an der Wand des Gefässes unruhig umherzukriechen und aus dem Wasser womöglich zu entkommen. Verhinderte ich dasselbe an letzterem, so ging es nach weniger als einem Tage zu Grunde, während es mir gelang, die Thiere in feuchter Erde mehrere Wochen am Leben zu erhalten.

Die Farbe unserer Geonemertes ist milchweiss, schwach durchscheinend, bei den grossen 10—12 mm langen Exemplaren mit blassrothem Vorderende — eine Pigmentirung, die den jungen Exemplaren (das kleinste hatte eine Länge von 4 mm) abgeht.

Das Integument besteht aus einem Flimmerepithelium und einer, dieses vom Hautmuskelschlauche trennenden Basalmembran. Mir ist es indess ebensowenig wie Mc. Intosh [1]) bei den anderen Nemertinen gelungen, die einzelnen Elemente des Epithels, sei es auf feinen Schnitten, sei es durch Maceration klar zur Anschauung zu bringen. Die Epithelschicht fand ich stets von zahlreichen runden Kernen erfüllt, die besonders gegen den äusseren Rand hin dicht beisammen lagen (Fig. 7 *e*). Auf der Bauchseite löst sich die Epithelschicht sehr leicht von der Basalmembran los, zeigt jedoch unten nicht einen platten Rand, sondern zahlreiche feine Zacken und Fäserchen. Es verhalten sich demnach auch die einzelnen Epithel-

[1]) W. C. Mc. Intosh. »A Monograph of the British Annelids«. Ray Society. 1873. pag. 43 ff.

Digitized by Google

zellen wahrscheinlich ähnlich wie bei Malacobdella, wo KENNEL[1]) dieselben zu isoliren vermochte. Eine Cuticula konnte ich nicht wahrnehmen und die Flimmerhärchen sitzen den Zellen direct auf, Das Flimmerkleid ist sehr dicht aber äusserst kurz, die Härchen erreichen kaum $^1/_4$ der Höhe der Epithelzellenschicht (s. Fig. 5 *h*).

Die in Carmin und Hämatoxylin sich lebhaft färbende, äusserst dünne Basalmembran (Fig. 7, 8, 9, 10 *b*) habe ich ebenso wie KENNEL[2]) bei Geon. palaensis und MC. INTOSH[3]) bei allen marinen enoplen Nemertinen structurlos gefunden.

Höchst eigenthümlich sind die Einlagerungen, die hier an Stelle der sonst häufig vorhandenen stäbchenförmigen Körper die Haut erfüllen. Es sind dies platte, stark glänzende ovale Körper (Fig. 3 *e*) von 0,005—0,03 mm Längs- und 0,002—0,02 mm Querdurchmesser, die bei starkem Druck zerspringen und ihrer Hauptmasse nach aus kohlensaurem Kalk bestehen. Sie lösen sich wenigstens bei Einwirkung von Essigsäure unter Gasentwicklung rasch auf mit Hinterlassung eines feinen Häutchens.

Der Hautmuskelschlauch zeigt dieselbe Zusammensetzung wie bei Geon. palaensis: eine äussere Ring- und eine innere Längsfaserschicht (Fig. 7 *rm* u. *lm*), die letztere im Allgemeinen etwas stärker entwickelt. Nur in der vorderen Körperhälfte erreicht die Längsmuskulatur auf der Bauchseite eine grössere Mächtigkeit (s. Fig. 8).

Ausser den Fasern des Hautmuskelschlauches finden sich noch dorsoventral und radial verlaufende Fasergruppen. Erstere durchsetzen den Körper namentlich rechts und links von der Rüsselscheide (Fig. 9 *m*) und geben Fasern ab, mittelst deren sie von Stelle zu Stelle den Darm umgreifen. Ausserdem schieben sie sich zwischen die seitlichen Aussackungen des Darmes (Fig. 10 *m*) ein, sowie zwischen diese und die Geschlechtsorgane (Fig. 12 *m*). Doch sind diese dorsoventralen Fasern unregelmässig vertheilt, die einzelnen Bündel isolirt und schwach und nirgends kommt es zur Ausbildung von Dissepimenten, wie sie HUBRECHT[4]) bei marinen Nemertinen aus beiden Gruppen beschrieben hat. Radial verlaufende Muskelfasern

---

[1]) J. v. KENNEL. loc. cit. I. Malacobdella. pag. 316—318, Tab. XVII Fig. 7—9.

[2]) loc. cit. pag. 362.

[3]) loc. cit. pag. 44.

[4]) A. W. HUBRECHT. »Untersuchungen über Nemertinen aus dem Golf von Neapel.« Niederl. Arch. f. Zoologie II. Bd. 1874—75. pag. 114—115.

Digitized by Google

finden sich zwischen Haut und Rüsselscheide vielfach ausgespannt, besonders stark aber im Kopftheile (Fig. 7 u. 8 *m,*), wo sie namentlich zur Anheftungsstelle des Rüssels in stärkeren Bündeln hinziehen.

Das Flimmerepithel des Körpers setzt sich fort in die am Vorderende angebrachte Mundöffnung (Fig. 7 *o*), welche gleichzeitig als Austrittsöffnung für den Rüssel dient, wie bei Malacobdella und Geon. palaensis[1]). Darin unterscheiden sich diese drei Formen von allen bisher bekannten Nemertinen.

Die sehr weite Rüsselscheide (Fig. 7, 8, 9 *rs*) liegt über dem Darmcanal und kennzeichnet sich am lebenden Thiere bei durchfallendem Lichte als ein helles Längsband, das bis in die Nähe des Afters hinzieht (Fig. 2 *rs*) und innerhalb dessen der Rüssel auf- und abbewegt wird. In der Structur der Rüsselscheide ist ein wesentlicher Unterschied von anderen Enoplen nicht wahrzunehmen: hier wie dort eine äussere Ring- (Fig. 7 *rm,*), eine innere Längsfaserschicht (*lm,*), und, die Höhle der Rüsselscheide selbst auskleidend eine granulöse Masse (*e,*) an der keine weitere Zusammensetzung zu beobachten ist. In dieser Rüsselscheide, den Raum zwischen ihrer Innenwand und dem Rüssel ausfüllend, ist eine Flüssigkeit enthalten mit vielen kleinen glänzenden (Fett-?) Tröpfchen und massenhaften (s. Fig. 2) spindelförmigen Körpern, wie sie auch von Mc. Intosh[2]) beschrieben werden. Dieselben (Fig. 6 *a*) bestehen hier aus feinkörniger Substanz, sind kernlos und haben eine Länge von 0,03 mm. Wie die Seitenansicht (*b*) zeigt, sind sie etwas plattgedrückt. An Schnitten findet man sie mit der geronnenen, im Leben wasserklaren Flüssigkeit zu unregelmässigen Klumpen zusammengebacken.

Der vielfach geschlängelte Rüssel ist am Anfange der Rüsselscheide mit starken, direct von der Leibeswand entspringenden Muskeln (Fig. 7 *m,*) angeheftet, deren abgerissene Enden (*mr*) nach dem Ausstossen des Rüssels noch die Anheftungsstelle markiren. Sein Bau ist übereinstimmend mit den von Keferstein[3]), Claparède[4])

---

[1]) C. Semper. »Die Verwandtschaftsverh. d. geglied. Thiere«. Arb. aus d. zool.-zoot. Inst. Würzburg. Bd. III. 1876. pag. 374 — und v. Kennel loc. cit. pag. 331 und 366.

[2]) loc. cit. pag. 48.

[3]) W. Keferstein. »Untersuchungen über niedere Seethiere«. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. XII. 1863. pag. 71—78.

[4]) Ed. Claparède. »Beobachtungen über Anatomie und Entwicklungsge-

Digitized by Google

und schliesslich in eingehendster Weise von Mc. Intosh [1]) gegebenen Darstellungen und schon bei schwacher Vergrösserung (Fig. 2) erkennt man die drei, von letzterem unterschiedenen Abschnitte: den vorderen umstülpbaren oder die Rüsselhöhle (*p*), die weissglänzende, muskulöse Stiletregion (*s* + *b*) und den hinteren drüsigen Abschnitt (*dr*), welcher mittelst des Retractors (*m*) an die Scheide seitlich angeheftet wird.

Im Inneren ist der ganze Rüssel von einem Epithel ausgekleidet, das besonders im ersten Abschnitt mächtig entfaltet ist und hier in Form langer Papillen (Fig. 4 *p*) in das Lumen vorspringt. Dieses Epithel liefert ein schleimiges Secret, das sich bei conservirten Thieren massenhaft über den Papillen ansammelt und diese verklebt. So zeigt ein Schnitt durch den ausgeworfenen (und umgestülpten) Rüssel in diesem Theile (Fig. 13) das unregelmässig angehäufte und in Tinctionsmitteln sich tief dunkel färbende Secret (*es*) wie es das Epithel (*e*) überkleidet. Der feinere Aufbau dieses letzteren ist den bisherigen Beobachtern entgangen. Man findet bei unserem Geonemertes jede einzelne Papille zusammengesetzt aus einem Bündel langgestreckter, äusserst kleiner Zellen, deren jede mit einem deutlichen runden Kern versehen ist. Die Höhe der Papillen nimmt am Grunde der Rüsselhöhle, wo die Stiletregion sich in Form eines kleinen Hügels erhebt, rasch ab und letzterer zeigt einen ganz platten Epithelüberzug (Fig. 4). Die von der Flüssigkeit der Rüsselscheide umspülte Aussenseite des Rüssels ist ebenso wie die Innenwand der Scheide von einer granulösen Schicht (Fig. 13 *s*) überzogen. Die Hauptmasse der Rüsselwandung wird jedoch wie im ganzen Verlaufe desselben, so auch schon in diesem vordersten Abschnitte von Muskelfasern gebildet, und zwar von Längsfasern (s. Fig. 13). Diese sind eingefasst von einer stärkeren inneren (*rm*) und einer schwächeren äusseren (*rm,*) Ringfaserschicht. Während diese letztere direct der Aussenwand (*s*) anliegt, schiebt sich zwischen die innere Ringfaserschicht und die Papillenlage noch eine dicke, in Färbemitteln dunkel tingirte Basalmembran (*bm*), die auch mir, gleichwie Kennel und Mc. Intosh, structurlos erscheint.

Die Längsfasern sind wie bei Geon. palaensis [2]) in zwei, durch

---

schichte wirbell. Thiere.« Leipzig 1863. p. 22—24, — und »Recherches anat. sur les Annélides, Turbellariés etc.« Genève 1861. pag. 81—82.

[1]) loc. cit. pag. 51—70.

[2]) v. Kennel, loc. cit. pag. 369.

Digitized by Google

die weiter unten zu besprechenden Längsstränge (*st*) und deren Verbindungen, getrennte Schichten angeordnet. Die stärkere innere (*lm*) besteht aus dicken Fasern oder Bändern, die mehr oder weniger fiederförmig angeordnet sind. Die äussere Schicht (*lm*,) ist aus bedeutend schwächeren, dieser Regelmässigkeit der Gruppirung entbehrenden Fäserchen zusammengesetzt.

Der Stiletregion (Fig. 4) geben hauptsächlich die colossal entwickelten Längsfasern ihr festes Gefüge und von den Ringmuskeln des ersten Rüsselabschnittes setzt sich nur die äussere Lage continuirlich auf diesen sowie den nächstfolgenden Rüsseltheil fort, während die innere Ringfaserschicht nur noch im Giftcanal (*c*) deutlich erkennbar bleibt. Eine, namentlich im Ruhezustande deutliche tiefe Einschnürung (*e*) theilt die Stiletregion in zwei hintereinander gelegene Abschnitte, deren vorderer das Stilet, der hintere aber das Giftreservoir oder die Giftblase (*b*) enthält. Es wäre eigentlich richtiger, statt drei Regionen des Rüssels zu unterscheiden, die Giftblase als Reservoir und Sammelplatz des im letzten Rüsseltheile gelieferten Secretes zu diesem, das Stilet mit Umgebung aber als Boden und unteren Abschluss der Rüsselhöhle, zu dieser zu rechnen. Dann wäre die Einschnürung (*e*) die Grenze zwischen der hinteren, nicht ausstülpbaren secernirenden und der vorderen, ausstülpbaren ausführenden Rüsselhälfte.

Das Stilet (*s*) mit seinem Handgriff bietet nichts auffallendes, dagegen ist die muskulöse Basis, in welche Stilet + Handgriff eingelassen sind, sehr stark entwickelt und zeigt die Form eines in der Mitte eingeschnürten Cylinders, an dessen oberem und unterem Ende je vier stumpfe Höcker vorspringen, wie bei Tetrastemma obscurum M. Sch.[1]). Diese Stiletbasis besteht in ihrem birnförmigen unteren Theile (*u*) aus Bündeln radial gegen den Handgriff ziehender Fasern, welchen eine helle Kappe (*o*) von Ringfasern aufsitzt. Beim energischen Vorstoss des Rüssels kommen die ersteren mehr oder weniger parallel zur Längsachse zu liegen und erscheinen so auf Querschnitten durch den ausgestossenen Rüssel querdurchschnitten (Fig. 14 *b* Stilethandgriff, *stm* Radial-, *rm* Ringfasern der Basis). Zwischen Ring- und Radialfasern dringt der Ausführungsgang des Giftreservoirs in die Basis ein (Fig. 14 *g*), um sich unmittelbar neben dem Stilet in die Rüsselhöhle zu öffnen (Fig. 4 *g*). Zu beiden

[1]) M. Schultze. »Beiträge zur Naturgeschichte der Turbellarien«. Greifswald 1851. Tab. VI Fig. 3.

Digitized by Google

Seiten des, das Hauptstilet tragenden Hügels finden sich die beiden Blasen mit den »Nebenstacheln« in die Längsfasern der Rüsselwandung eingebettet (*s,*). Jede enthält 3—7 Nebenstacheln. Gewiss öffnen sich diese Blasen auch hier mit einem Canal in die Rüsselhöhle, doch konnte ich den Ausführungsgang niemals so deutlich sehen, um ihn im ganzen Verlaufe zu zeichnen. Eine so grosse Verschiedenheit unter den Nebenstacheln, wie sie von v. KENNEL [1]) bei Geon. palaensis gefunden wurde, konnte ich hier niemals constatiren, vielmehr war die Basis ausgebildeter Nebenstacheln stets gleichgebildet. Der Stilettheil des Rüssels ist nmgeben von einem verwaschenen Ringe schwarzer Pigmentkörnchen (s. Fig. 2 *s*), die sich zwischen die Längsfasern hineinziehen und besonders in der Gegend der Nebenstachelblasen dichter anhäufen (Fig. 14 und 15 *p*). Der zweite Theil der Stiletregion enthält, in einer kugeligen Muskelmasse eingeschlossen, das Giftreservoir (Fig. 2 u. 4 *b*), das durch den Giftcanal (*c*) mit dem Drüsentheile des Rüssels (*dr*) communicirt. Das Reservoir ist mannigfaltiger Formveränderungen fähig und beim Vorstoss des Rüssels sieht man, wie durch convulsivische Contractionen das darin enthaltene körnerreiche Secret in den Ausführungsgang und durch diesen in die Rüsselhöhle hinausgetrieben wird.

Der letzte Abschnitt des Rüssels, der Drüsentheil (Fig. 2 *dr*), ist von einem Drüsenepithel ausgekleidet (Fig. 4 und 11 *dr*) dessen einzelne Zellen im Leben ganz erfüllt sind von den glänzenden Secrettröpfchen. Auf dieses Epithel folgt nach aussen eine Längs- und dann eine Ringfaserschicht. Hinten endet der Drüsentheil mit einem verschmälerten Blindsack (Fig. 11 *k*) und gegen diese Stelle hin wird die Ringfaserschicht so schwach, dass sie schliesslich nur noch aus einer einzigen Lage feinster Fäserchen (*rm*) besteht, während die Längsfasern aus dem Drüsentheile austreten und, frei nebeneinanderliegend (*lm*), den Retractor zusammensetzen. Dieser biegt am Grunde der Rüsselscheide nach oben um und inserirt sich an der rechten Seite derselben (Fig. 2 *mr*).

Längsstränge. Die Bedeutung dieser Gebilde des Rüssels ist noch sehr räthselhaft und die Darstellungen vom Baue derselben gehen ziemlich auseinander. Da sie bei unserer Geonemertes sehr schön entwickelt sind, so wird die genaue Beschreibung derselben vielleicht nicht unwillkommen sein, wenngleich ein definitiver Ent-

[1]) loc. cit. pag. 368, Taf. XIX Fig. 20.

Digitized by Google

scheid über die Function daraus nicht gewonnen werden kann. Aus dem Querschnitte des Rüssels Fig. 15 ersieht man, wie sich diese Gebilde bei circa 70facher Vergrösserung darstellen. Die Längsstränge (*st*) liegen hier der äusseren Ringmuskelschicht (*rm*,) dicht an und sind etwa in halber Höhe ihres Querschnittes durch ein Ringband mit einander verbunden. Dadurch werden die Längsmuskelfasern in zwei Lagen, eine äussere (s. Fig. 13 *lm*,) und eine kräftigere innere (*lm*) geschieden.

Mc. Intosh[1]) bezeichnet nun dieses Gewebe als »reticulated layer« und scheint es — Stränge sowohl als Verbindungsbrücken — für eine Art faserigen Bindegewebes zu halten. v. Kennel[2]) betrachtet die Stränge als nervöser Natur und blos die Verbindungsbrücken oder Querbänder als faseriges Bindegewebe, das die Längsstränge durchsetze und Aeste zwischen die Längsmuskulatur hinein entsende. Hubrecht dagegen, der Anfangs[3]) die Querbrücken übersehen und die Durchschnitte der Längsstränge als Drüsen gedeutet hatte, erklärte später[4]) die Querbänder für elastisches Gewebe, das die Längsmuskeln durchsetze um sich durch zahlreiche verzweigte Nebenästchen mit einer, aussen und innen von der Längsmuskulatur verlaufenden elastischen Membran zu verbinden und das die eigentlichen Längsstränge umhülle. Diese selbst, die sich gegen seine Carmintinction anders verhielten als die Querbänder, bezeichnet er als ein »very homogeneous tissue, not cut ends of fibres being visible in vertical sections«.

Meine Befunde stimmen nun am besten mit Hubrecht's Angaben und unterscheiden sich von diesen nur insofern, als ich ein abweichendes Verhalten der Längsstränge gegen Tinctionsmittel nicht constatiren konnte. Vielmehr färbten sich sowohl Längsstränge als Querbrücken ganz gleichmässig (Fig. 14 *st*) und nur bei sehr starker Vergrösserung (6—800) erkennt man in der homogenen Grundsubstanz beider verschwommene dunklere Flecken und Streifen (s. Fig. 13 *st*). Doch findet man in den Längssträngen nichts, was auf querdurchschnittene Fasern oder auf die, an den Längsnervenstämmen (Fig. 9 *n*) so scharf hervortretenden Ganglienzellen zu beziehen

---

[1]) W. C. Mc. Intosh. »On Amphiporus spectabilis and other Nemerteans«. Quart. Journ. of Micr. Sc., New Ser. vol. XV. 1875. pag. 281—283.

[2]) loc. cit. pag. 369—370.

[3]) Aantekeningen over de Anatomie etc.« Utrecht 1874, pag. 52.

[4]) A. W. Hubrecht. »Minute Anatomy of mediterranean Nemerteans« Quart. Journ. of Micr. Sc., New Ser. vol. XV, 1875. pag. 252.

Digitized by Google

wäre. Die einzige Stelle, wo bei solchen Vergrösserungen (— bei noch weiterer Vergrösserung wird das Bild um nichts deutlicher —) kernartige Gebilde zu finden waren, ist die Mitte der Querbänder (Fig. 13 *zst*), die bei unserer Landnemertine auch stets eine kleine Anschwellung aufweist — wie denn auch KENNEL im Verlaufe der Querbänder Kernanhäufungen constatirte. Dagegen gehen von den Längssträngen sowohl als von den Querbändern zahlreiche Aeste (Fig. 13 *g,*) ab, die die einzelnen Bündel von Längsfasern umfassen und sowohl an der äusseren als an der inneren Grenze der Längsfaserschicht zu einer continuirlichen Membran (*g, g,,*) zusammenfliessen, die sich durch ihre ganz gleichmässige Tinction, ihre Structurlosigkeit und ihren Glanz am ehesten der Deutung als »elastisches Gewebe« fügt.

Damit ist freilich die Frage nach der Bedeutung der Längsstränge nicht entschieden, aber ich glaube durch das eben Mitgetheilte dargethan zu haben, dass KENNEL's Annahme der Begründung vielmehr entbehrt, als die HUBRECHT's und dass der heutige Stand unserer Kenntnisse sowie die bei Geon. chalicophora sich darbietenden Verhältnisse der Annahme des letzteren günstiger sind, welche nur dahin zu erweitern wäre, dass nicht blos die Querbänder sondern ebenso auch die Substanz der Längsstränge selbst als elastisches Gewebe anzusprechen seien.

Der Darmcanal zerfällt in zwei differente Abschnitte, den Oesophagus und den eigentlichen Darm. Ersterer (Fig. 7 *oe*) mündet unterhalb des Rüssels in den vorderen gemeinsamen Abschnitt (*o*), den man indess, da er ebenso wie der Oesophagus mit Flimmerhaaren ausgekleidet ist, als den erweiterten Anfangstheil des letzteren betrachten muss, so dass man demnach wohl sagen kann, die Rüsselhöhle münde in den vordersten Darmabschnitt ein und der Rüssel werde durch den Mund ausgestossen. Der erste Abschnitt des Oesophagus (*oe*) ist enge und wird von einem niedrigen Flimmerepithel ausgekleidet. Dasselbe wird jedoch im zweiten Theile (*droe*) zu einem Drüsenepithel von beträchtlicher Höhe. Die Drüsenzellen sind von einem Secrete erfüllt, das im Leben hell erscheint, in Tinctionsmitteln aber eine intensive Färbung annimmt und so keinen Einblick in die Zusammensetzung der einzelnen Elemente gestattet. Der drüsige Oesophagealabschnitt erscheint nach beiden Seiten ausgesackt, faltenreich und biegt schliesslich an seinem Uebergange in den Darm nach oben um. Diese Umbiegungsstelle ist wegen ihres sehr engen Lumens und der Zartheit ihrer Epithelauskleidung auf Schnitten nur selten deutlich zu sehen.

Digitized by Google

Hinsichtlich des Darmepithels scheint ein ähnliches Verhältniss obzuwalten, wie es durch DU PLESSIS [1]), METSCHNIKOFF [2]) und meine eignen [3]) Untersuchungen für das Darmepithel der meisten rhabdocoelen und dendrocoelen Turbellarien nachgewiesen wurde. Bei diesen sind die Darmzellen nur im Ruhe- (Hunger-)Zustande deutlich zu erkennen und als mehr oder weniger hohe Cylinderzellen darzustellen, die gegen das Darmlumen von einem hyalinen protoplasmatischen Saum begrenzt werden. Gelangt Nahrung in den Darm, so strecken sie sich in die Länge, umfassen mit amöboiden Fortsätzen den Nahrungskörper und fliessen schliesslich — indem sie durch die in ihr Protoplasma neu aufgenommenen Nahrungsstoffe und Entstehung zahlreicher Vacuolen in ihrem Inneren sich beträchtlich vergrössern — mit den gegenüberliegenden Darmzellen zusammen. Das Darmlumen ist dann verschwunden und die ganze Höhle ausgefüllt von einem vakuolenreichen protoplasmatischen Netze, in dem der Nahrungskörper eingeschlossen ist. Die in den Zellen verarbeiteten gelösten Nährstoffe werden dann wahrscheinlich durch das basale Ende der Zellen in die perienterische Flüssigkeit hinausdiffundirt, durch welch' letzteren Process die Darmzellen wieder auf ihren normalen Umfang reducirt werden. Aehnlich muss der Process der Verdauung auch bei unserem Geonemertes vor sich gehen, wenn man die Bilder vergleicht, die bei verschiedenen Individuen und an verschiedenen Darmabschnitten eines und desselben Individuums durch Schnitte gewonnen werden. So zeigt Fig. 10 ein Stück eines Längsschnittes durch die seitlichen Aussackungen des Darmes: *dz* ist das Darmepithel, dessen einzelne Zellen hier stets mehrere runde Kerne enthalten, *dc* die das Darmlumen gleich einer Cuticula auskleidende hyaline Schicht. Den Beginn der Verdauungsthätigkeit oder — was dem grossen Körnerreichthum nach zu schliessen wahrscheinlicher ist — den Zustand nach erfolgter Nahrungsaufnahme stellt der mittlere Darmabschnitt *d* in Fig. 9 dar. Hier sind die Zellen beträcht-

---

[1]) G. DU PLESSIS. »Turbellariés limicoles.« Bull. Soc. vaud. Sc. nat. T. XIII. Lausanne 1874, pag. 114—124, — und »Seconde note sur le Vortex Lemani« ebendas. T. XIV. 1876. pag. 254—259.

[2]) E. METSCHNIKOFF. »Ueber die Verdauungsorgane der Süsswasserturbellarien«. Zoolog. Anzeiger I. Jahrg. 1878. pag. 387—390.

[3]) L. GRAFF. »Ueber die systemat. Stellung des Vortex Lemani du Pl.« Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. XXV. Suppl. 1875. pag. 336 — 339 — sowie noch nicht publicirte Untersuchungen an zahlreichen anderen Süss- und Seewasserturbellarien.

Digitized by Google

lich vergrössert, vakuolenreich und in das Darmlumen vorgequollen. Die seitliche Darmaussackung an demselben Schnitte zeigt uns noch den Zustand während der Verdauung: die einzelnen Zellen zu einem das Lumen ausfüllenden Syncytium verschmolzen, das zahlreiche Vakuolen (*do*) und in den Protoplasmabalken die kleinen runden Kerne der Darmzellen, kleinere Körnchen und grosse ovale vereinzelte Kerne (*K*) aufweist. Diese letzteren gehören wahrscheinlich dem verdauten Fremdkörper an und werden später aufgelöst, da ich dieselben in ruhenden Zellen (Fig. 10) nicht auffinden konnte.

Die seitlichen Aussackungen des Darmes sind ebensowenig als bei Geon. palaensis regelmässig (s. Fig. 2 *d*) und verändern ihre Gestalt je nach Entwicklung der Geschlechtsproducte, dem Füllungszustande des Darmes, den Contractionen des Körpers etc.

Der After ist stets deutlich und befindet sich genau am Hinterende des Körpers.

Das Blutgefässsystem (Fig. 3 *v*) besteht aus einem mittleren und zwei seitlichen contractilen Stämmen, die durch eine ringförmige Schlinge vorn und hinten mit einander verbunden sind. Ausserdem gehen in ziemlich regelmässigen Abständen längs des ganzen Körpers paarige Querverbindungen (*v,*) vom Hauptstamme zu den beiden Seitenstämmen. Ersterer (Fig. 7, 8, 9 *v*) verläuft in der Mittellinie zwischen Rüsselscheide und Darm, letztere (Fig. 9 u. 12 *v,*) auf der Bauchseite, nach innen von den Längsnervenstämmen (*n*). Ihrem feineren Baue nach besteht die Wandung des Blutgefässsystems aus einer structurlosen Membran, in der reichlich ovale Kerne eingebettet erscheinen, meistens über die Oberfläche derselben etwas vorspringend.

Die darin circulirende Flüssigkeit ist farblos (blos der Deutlichkeit halber auf unserer Figur roth ausgezeichnet). Von einem Excretionsgefässsystem habe ich keine Spur weder an lebenden noch an conservirten Thieren wahrnehmen können.

Auch in Bezug auf den Geschlechtsapparat stimmt unsere Art mit Geon. palaensis — sie ist nämlich wie diese zwitterig. Schon bei schwacher Vergrösserung unterscheidet man an Quetschpräparaten (Fig. 2) deutlich die Samenblasen (*t*) von den Eiern (*o*) durch ihre Farbe im durchfallenden Lichte. Während nämlich letztere stets mehr oder weniger opak erscheinen, sind erstere durchscheinend, gelbbraun tingirt und überdies bedeutend kleiner als die Eier. Eine regelmässige Anordnung der beiderlei Geschlechtsorgane oder eine bestimmte Reihenfolge in den Ausbildungszuständen derselben von

Digitized by Google

vorn nach hinten ist nicht vorhanden. Vielmehr findet man dieselben an den Seitenrändern des Körpers vom ersten Viertheil des Körpers an bis in die Nähe des Afters regellos vertheilt: Eier und Samenblasen einzeln oder zu mehreren beisammen, oder letztere zu 1—3 neben oder über einem Ei gelagert — stets eingezwängt zwischen seitlichen Darmaussackungen und Leibeswand (Fig. 12). Bewegliche Spermatozoen habe ich bei keinem der von mir untersuchten Individuen auffinden können — wahrscheinlich reifen dieselben später als die Eier. Bei der Uebereinstimmung der Form und Structur der Hodenfollikel (*t*) — sei es an frischen Objecten, sei es an tingirten Querschnitten — mit den Hodenbläschen anderer Würmer, ist indessen eine andere Deutung derselben nicht wohl zulässig. Oeffnungen für den Austritt der Geschlechtsproducte sind nicht vorhanden, die Entleerung derselben muss also durch Ruptur der Leibeswand erfolgen.

Das Nervensystem zeigt nichts von anderen Nemertinen wesentlich abweichendes. Der Centraltheil desselben besteht aus jederseits zwei Ganglien (Fig. 8), einem oberen (*og*) und einem bedeutend grösseren unteren (*ug*). Das kleine obere Ganglienpaar ist durch die schmale dem Rüssel aufliegende obere Commissur (Fig. 7 u. 8 *on*), die beiden, einander viel mehr genäherten unteren Ganglien durch die, weiter nach rückwärts liegende, dickere untere Commissur (*un*) verbunden. Letztere liegt gerade in dem, durch Rüsselscheide und Oesophagus eingeschlossenen Winkel (s. Fig. 7).

Von den unteren Ganglien gehen die beiden Längsnervenstämme (Fig. 2 u. 3 *n*) ab, die in den Seitentheilen des Körpers, der Bauchseite mehr genähert verlaufen. Man verfolgt sie leicht bis in das hintere Ende des Körpers, gegen welches sie dünner und dünner werden ohne auf ihrem Wege Anschwellungen oder Commissuren aufzuweisen.

Den feineren Bau des Nervensystems betreffend, constatire ich hier zunächst nur, dass an den Ganglien sowohl wie auch an den beiden, die Rüsselscheide umfassenden Commissuren ein äusserer Belag von Ganglienzellen sich findet, der nur an der vorderen Seite der unteren Commissur (Fig. 7 *un*) mehrschichtig wird. Die Längsstämme entbehren eines solchen gleichmässigen Ganglienüberzuges und die Ganglienzellen sind hier, wie Durchschnitte (Fig. 9 u. 12 *n*) erweisen, blos an der oberen und unteren Seite angehäuft. An dem oberen Pole dieser Nervendurchschnitte bleibt stets ein halbmondförmiger Fleck frei von Ganglienzellen und sticht an tingirten

Digitized by Google

Präparaten durch seine helle Beschaffenheit auch von der fibrillären Marksubstanz der Nerven ab.

Hinsichtlich der Sinnesorgane ist vor allem zu bemerken, dass unserer Geon. chalicophora sowohl Seitenorgane und Kopfspalten als auch jenes von KENNEL [1], bei Geon. palaensis entdeckte, räthselhafte unpaare Stirnorgan abgehen. Nur Augen sind u. z. in der Vierzahl vorhanden, jedes aus einem Becher schwarzbraunen Pigmentes und einer lichtbrechenden Linse bestehend (Fig. 3 *a*). Das vordere, etwas weiter auseinanderliegende Paar ist grösser und richtet seine Linsen nach vorn und aussen, während das dahinterliegende kleinere Augenpaar die Convexität seiner Linsen nach hinten und aussen kehrt. Die Augen werden wahrscheinlich von einem, von den oberen Ganglien abgehenden Nerven versorgt, dessen Anfang in Fig. 3 *n*, gezeichnet ist.

Noch ein Wort wäre zu sagen über das Bindesubstanzgewebe, von welchem drei Modificationen unterschieden werden können.

Am auffälligsten ist das Gewebe des Kopfendes. Alle Autoren stimmen darin überein, dass das Kopfende mit wenig Ausnahmen [2] bei sämmtlichen Nemertinen »solid« sei. Während aber MC. INTOSH [3] das Gewebe des Kopftheiles zumeist aus Fasern zusammengesetzt sein lässt, findet KENNEL [4] hier ein »spongiöses Gewebe«, zwischen dessen Balken zu beiden Seiten des Gehirns »Packete eigenthümlicher stark glänzender Zellen eingebettet, die sich stark färben und ein drüsenähnliches Aussehen haben«.

Aehnlich ist dieses Gewebe auch bei unserer Geonemertes chalicophora (Fig. 7 *Kg*) beschaffen. »Starkglänzende Zellen« mit völlig homogenem Inhalt und einer, an einer Seite etwas verdickten Membran aber ohne Kern sind in kleineren oder grösseren Gruppen (*x*) vorhanden. Sie bilden die Hauptmasse des ganzen Kopfgewebes und dass sie nicht Querschnitte von Muskelfasern darstellen, wie der erste Anblick eines Längsschnittes vermuthen lässt, zeigt der Querschnitt (Fig. 8) durch die Kopfregion, auf welchem sie sich in gleicher Weise präsentiren (*x*). Zwischen diesen finden sich angehäuft membranlose, kernhaltige, zarte Zellen (*z*), wie sie auch sonst in der ganzen Leibeshöhle zahlreich vorkommen, und endlich Muskelfasern (*m*) und zarte Bindegewebsfäserchen. Wie bei Geon. palaensis verliert

[1] loc. cit. pag. 373—374, Taf. XIX Fig. 4 *p* u. Fig. 12.

[2] So z. B. KEFERSTEIN's Nemertes octoculata loc. cit. pag. 69.

[3] Ray Soc., loc. cit. pag. 46.

[4] loc. cit. pag. 363.

Digitized by Google

sich auch hier dieses solide Gewebe alsbald hinter den Ganglien und macht am Rücken (zwischen Integument und Rüsselscheide) und bauchseits (zwischen Darmcanal und Integument) der zweiten Form der Bindesubstanz Platz.

Diese (*bg*) besteht ausschliesslich aus äusserst zarten verästelten Fäserchen, die, untereinander vielfach zusammenhängend, ein Netzwerk darstellen, welches Darm und Rüsselscheide mit der Leibeswand verbindet und die Längsnervenstämme aufgehängt erhält (Fig. 7 u. 9 *bg*). Zahlreiche spindelförmige Kerne sind diesen Fäserchen eingelagert. Wo solche Kerne den Muskelfasern anhaften, da gehören sie wohl auch dem umhüllenden Bindegewebe und nicht den Muskelfasern selbst an, denn diese zeigen im isolirten Zustande, wie schon KEFERSTEIN [1]) angegeben, keine Kerne.

Eine dritte Modification der Bindesubstanz finden wir zwischen Rüsselscheide und Darm, sowie in der Umgebung der Geschlechtsfollikel. Hier lässt sich das Gewebe blos mit dem Gallertgewebe anderer Thiere vergleichen. Es besteht nämlich aus einer feinkörnigen Grundsubstanz, welche sowohl den ganzen Raum zwischen Rüsselscheide und Darm, als die Umgebung der Geschlechtsfollikel völlig und nur von spärlichen Lücken unterbrochen ausfüllt (Fig. 7, 9, 12 *gg*). In dieser Grundsubstanz sieht man feine, glänzende, verästelte Fäserchen mit spindelförmigen Kernen, ganz gleich denen des netzartigen Bindegewebes und die beim Kopfgewebe erwähnten, kernführenden Zellen.

In der Hauptmasse dieses Gewebes zwischen Rüsselscheide und Darm ist der mediane Stamm des Gefässsystems eingebettet (s. Fig. 7).

Die in allen drei Modificationen des Bindegewebes vorkommenden zarten Zellen finden sich auch überall in der Leibeshöhle reichlich verbreitet und wir werden sie wohl am richtigsten als freie Bindegewebszellen bezeichnen können.

Die von KENNEL [2]) bei Geon. palaensis im Bindegewebe aufgefundenen und beschriebenen räthselhaften »spindelförmigen Gebilde« fehlen unserer Art gänzlich. — Wir kommen zur Frage, ob unsere Geonemertes eine einheimische oder eine mit der Palme (Corypha australis), in deren Behälter ich sie vorfand, aus Australien importirte Form darstelle. Ich entscheide mich einstweilen für das letztere, da

---

[1]) loc. cit. pag. 68.

[2]) loc. cit. pag. 364. Tab. XIX Fig. 7.

Digitized by Google

ich das Thier trotz des eifrigsten Nachsuchens an keiner anderen Stelle des Palmenhauses finden konnte, aus jenem einzigen Behälter dagegen bei sechsmaliger Anwesenheit in Frankfurt verhältnissmässig viele Exemplare — im Ganzen 23 Stück — erhielt. Wäre es eine einheimische, blos warme feuchte Erde liebende Art, so würde sie sich wohl auch in anderen Töpfen oder in der Rasenerde des Palmenhauses vorfinden, wie z. B. die Planaria terrestris. Freilich ist diese Erwägung ebensowenig entscheidend, wie der Umstand, dass das Thier noch von keinem anderen Beobachter bei uns entdeckt wurde, obgleich die Erde im Freien sowohl als in Warmhäusern schon oft genug auf Landplanarien und andere erdbewohnende Thiere abgesucht worden ist[1]). Ich bemerke dazu noch, dass diese Thiere, obgleich sie in warmer Luft auffallend lebhafter sind als in kalter, sich doch auch in einem mit feuchter Erde gefüllten Glase mehrere Wochen am Leben erhielten, nachdem ich dieses Glas in einen Raum gestellt hatte, dessen Temperatur in dieser ganzen Zeit nicht über 12° R. erreichte.

Aus der vorliegenden Darstellung ergibt sich zunächst die grosse Verwandtschaft unserer Geon. chalicophora mit Geon. palaensis. Beide haben mit den Nemert. enopla (Tremacephalidae) gemein die Bewaffnung und den Bau des Rüssels, den Bau der Leibesmuskulatur und des Nervensystems — Charaktere, die uns zwingen, beide Formen den Enoplen anzureihen. Dagegen unterscheiden sie sich von allen Enoplen durch die eigenthümliche Einmündung des Rüssels in den Vorderdarm, von der überwiegenden Mehrzahl derselben überdies durch ihre Zwitternatur. Ersteren Charakter theilt unter den Nemertinen mit ihnen nur noch Malacobdella — eine Form, die aber wegen zahlreicher anderer Eigenthümlichkeiten des Baues durch v. KENNEL[2]) mit Recht als besondere Familie hingestellt wird. So werden wir also die genannten beiden Landnemertinen in die Gruppe der Enopla einzureihen haben als eine, durch Einmündung des Rüssels in den Oesophagus und Zwittergeschlechtsorgane hinlänglich charakterisirte selbständige Familie. Innerhalb dieser Familie werden aber die beiden Formen einander als Repräsentanten zweier

---

[1]) Kurz vor Empfang der Correcturbogen benachrichtigte mich Herr Dr. J. W. SPENGEL, dem ich ein lebendes Exemplar dieser Landnemertine alsbald nach Auffindung derselben übermittelt hatte, dass er dieses Thier auch im Warmhause des bot. Gartens zu Göttingen in der Erde eines Farnkrautes entdeckt habe.

Millport, 7. Juli 1879. Der Verf.

[2]) loc. cit. pag. 358—360.

Digitized by Google

verschiedener Genera vermöge ihrer mannigfaltigen Organisationsverschiedenheiten gegenübergestellt werden müssen. Doch überlasse ich die Einführung neuer, dieses berücksichtigender Namen, Herrn Dr. v. KENNEL, der ja ohnedies mit einer monographischen Durcharbeitung der Nemertinen beschäftigt ist.

Von diesen beiden Formen durch distincte Rüssel- und Mundöffnung und durch Trennung der Geschlechter sehr verschieden ist die von v. WILLEMOES-SUHM (loc. cit.) beschriebene Landnemertine. Derselbe hat sie zu Tetrastemma gezogen, wo sie auch, trotz des Fehlens von Seitenorganen und Kopfspalten verbleiben mag.

Zum Schlusse will ich nur noch die bekannten Landnemertinen mit kurzer Charakteristik und Literaturangabe zusammenstellen:

1. Geonemertes palaensis Semper.

4—5 cm lang, weiss-röthlich durchscheinend mit schwärzlichbraunem schmalen Rückenstreifen. Sechs Augen zu zwei, aus je einem grösseren und zwei dahinterliegenden kleineren bestehenden Gruppen angeordnet. Seitenorgane klein und etwas vor dem Gehirn liegend, Kopfspalten als feine runde Oeffnungen auf die Unterseite des Kopfes gerückt. Keine Stäbchen in der Haut, dagegen Büschel eigenthümlicher flaschenförmiger Organe im Bindegewebe. Am Kopfende oberhalb der Mundöffnung ein eigenthümliches drüsenähnliches Organ. Rüssel zum terminalen Munde austretend. Bau und Bewaffnung des Rüssels, Nervensystem und Anordnung der Leibesmuskulatur wie bei enoplen Nemertinen. Zwitter.

Unter feuchtem Laube oder der Rinde der Bäume auf den Palau-Pelew-Inseln.

C. SEMPER. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. XIII. 1863. p. 559. Tab. XXXVIII Fig. 5.

J. v. KENNEL. Arb. zool.-zoot. Inst. Würzburg. Bd. IV. 1878. p. 361—375. Tab. XIX Fig. 4—8, 12—14, 17—20.

2. Tetrastemma agricola v. Willemoes-Suhm.

35 mm lang, 2 mm breit, milchweiss. Vier Augen, die beiden hinteren kleiner und weiter auseinander stehend. Seitenorgane und (?) Kopfspalten fehlen. In der Haut stäbchenförmige Körper. Rüssel bewaffnet mit terminaler Oeffnung, Mund eine halbkreisförmige Spalte unterhalb der Ganglien. Geschlecht getrennt.

Unter Steinen auf Bermudas.

R. v. WILLEMOES-SUHM. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. XXIX. 1877. p. CXIX.

—— Ann. Mag. nat. hist. Ser. 4. Vol. XIII. 1874. p. 409—411. Pl. XVII. Fig. 1—3.

Digitized by Google

3. Geonemertes chalicophora Graff.

12 mm lang, $^2/_3$ mm breit, milchweiss, mit schwachroth pigmentirtem Vorderende bei ausgewachsenen Individuen. Vier Augen, die beiden hinteren kleiner und weiter auseinanderstehend. Seitenorgane und Kopfspalten fehlen. In der Haut eiförmige Körper aus kohlensaurem Kalk (die flaschenförmigen Körper sowie das drüsenähnliche Stirnorgan der Geon. palaensis hier nicht vorhanden). Rüssel zum terminalen Munde austretend. Bau und Bewaffnung des Rüssels, Nervensystem und Anordnung der Leibesmuskulatur wie bei enoplen Nemertinen. Zwitter.

Gefunden auf und in der Erde des Gefässes einer Corypha australis im Palmenhause zu Frankfurt a. M.

Nova spec. hic descripta.

Zoolog. Institut der Forstlehranstalt Aschaffenburg.

Erklärung der Abbildungen.

(Die Durchschnitte sind nach in KLEINENBERG'scher Haematoxylinlösung gefärbten Präparaten mit der OBERHÄUSER'schen Camera und SEIBERT & KRAFFT Obj. II gezeichnet, wo nichts weiteres angegeben ist.)

Tafel XXV.

Fig. 1. Geonemertes chalicophora in natürlicher Grösse und Farbe.
Fig. 2. Das ganze Thier vergrössert, ungequetscht.

a After,
b hinterer Abschnitt der Stiletregion des Rüssels, das Giftreservoir enthaltend,
d Darmcanal,
dr letzter, drüsiger Abschnitt des Rüssels,
g Gehirnganglien,
m Mund,
mr Retractor des Rüssels,
n Längsnervenstamm,
o Eier,
p erster papillöser Rüsselabschnitt oder Rüsselhöhle,
rs Rüsselscheide, zahlreiche spindelförmige Körperchen enthaltend,

Digitized by Google

s vorderer pigmentirter Abschnitt der Stiletregion des Rüssels, mit dem Stilet und den Nebenstacheln,
t Hodenbläschen.

Fig. 3. Das Vorderende gequetscht.
a Augen,
c Kalkkörper der Haut,
n, Augennerv,
s vorderster gemeinsamer Abschnitt für Rüsselscheide und Darm,
v vordere Schlinge des Gefässsystems (nur der Deutlichkeit halber roth ausgezeichnet),
v, Querverbindung der Längsstämme,
d, g, n, rs wie in Fig. 2.

Fig. 4. Stiletregion des Rüssels stärker vergrössert, Quetschpräparat.
b Giftreservoir,
c Giftcanal,
dr Drüsenepithel des letzten Rüsselabschnittes,
e Einschnürung der muskulösen Stiletregion,
g Mündung des Ausführungsganges des Giftreservoirs,
o oberer Theil der Stiletbasis,
p Papillen der Rüsselhöhle,
s Stilet mit Handgriff,
s, Säckchen mit Nebenstacheln,
u unterer Theil der Stiletbasis.

Fig. 5. Seitenrand des Körpers nach einem Quetschpräparat stärker vergrössert.
b bindegewebige Hülle der Geschlechtsfollikel,
d Darm,
h Hautschicht mit den Flimmerhaaren und Kalkkörpern,
m Muskelschicht,
o Eier,
t Hodenbläschen.

Fig. 6. Spindelförmige Körper aus der Flüssigkeit der Rüsselscheide.
a von der Fläche,
b von der Seite betrachtet.

Tafel XXVI.

Fig. 7. Medianer Längsschnitt durch das Vorderende (etwas schematisirt).
b Basalmembran der Haut,
bg netzartiges Bindegewebe,
d Darmcanal,
d, Beginn des eigentlichen Darmes und Grenze vom *droe* drüsigen Theile des Oesophagus,
e Epithel der Haut,
e, granulöse Auskleidung der Rüsselscheide,
gg Gallertgewebe zwischen Darm und Rüsselscheide,
kg Gewebe des soliden Kopftheiles,
lm Längsfaserschicht des Hautmuskelschlauches,
lm, Längsmuskelfasern der Rüsselscheide,

Digitized by Google

m radiale Muskelfasern,
m, Muskelfasern der Kopfregion,
mr Reste der muskulösen Anheftung des Rüssels,
o Mundöffnung,
oe vorderer, nicht drüsiger Theil des Oesophagus,
on obere Commissur der Gehirnganglien,
rm Ringfaserschicht des Hautmuskelschlauches,
rm, Ringfasern der Rüsselscheide,
rs Lumen der Rüsselscheide nach Auswerfung des Rüssels,
un untere Commissur der Gehirnganglien,
v Abschnitte des mittleren Gefässstammes,
x »glänzende Zellen« des Kopfgewebes,
z kernhaltige freie Bindegewebszellen.

Fig. 8. Querschnitt durch die Kopfregion (die beiden Gehirnganglien angeschnitten, die untere Commissur nicht getroffen, sondern blos im Hintergrunde schematisch angedeutet).
og oberes Gehirnganglion,
rs Rüsselscheide,
ug unteres Gehirnganglion,
b, e, gg, lm, m,, oe, og, on, rm, un, v, x, z wie in Fig. 7.

Fig. 9. Querschnitt aus dem vordersten Dritttheil des Wurmes.
dv Vakuolen in der durch die Verschmelzung der Darmzellen ausgefüllten seitlichen Darmaussackung.
k grosse in den Darmzellen liegende Kerne, wahrscheinlich von einem Frassobjecte stammend,
m dorsoventrales Muskelfaserbündel,
n durchschnittener Längsnervenstamm,
v, Abschnitt des seitlichen Längsgefässes,
bg, d, e, e,, gg, lm, lm,, rm, rm,, v, z wie in Fig. 7.

Fig. 10. Längsschnitt, die Darmaussackungen treffend.
dc hyaline, das Darmlumen auskleidende Protoplasmalage,
dz Darmzellen im Ruhe-(Hunger-)Zustande,
m dorsoventrale Muskelfasern,
b, e, lm, rm, z wie in Fig. 7.

Fig. 11. Hinterende des Rüssels.
dr Drüsenzellen des Drüsentheiles,
K blindes Ende desselben,
lm Fasern des Retractors,
rm Ringmuskelfasern,
s erhärtetes Secret, das Lumen erfüllend,
s, Secretpfropfen in den Drüsenzellen.

Tafel XXVII.

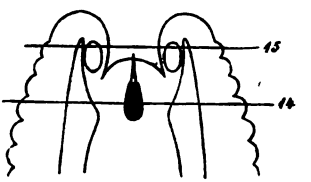
Fig. 12. Querschnitt aus der zweiten Hälfte des Körpers.
o Ei,
t Samenbläschen,
d, e, gg, lm, m, n, rm, v,, z wie in Fig. 9.

Digitized by Google

Fig. 13. Querschnitt durch die umgestülpte papillöse Rüsselhöhle (mit Obj. V gezeichnet).

bm Basalmembran unter den Rüsselpapillen,
e die die Papillen zusammensetzenden Zellen,
es das erhärtete Secret derselben,
g innere Lage des elastischen Gewebes, durch
g, feine, die einzelnen Muskelgruppen umhüllende Verbindungen mit den Längssträngen zusammenhängend,
g,, äussere Lage elastischen Gewebes,
K Kammern, in denen die Längsmuskelfasern beisammen liegen,
lm innere, fiederförmig angeordnete Längsfasern,
lm, äussere Längsmuskelfasern,
rm innere Ringfaserschicht,
rm, äussere Ringfaserschicht,
s granulöser Belag der Aussenseite des Rüssels,
st Längsstränge,
zst die dieselben verbindenden Querbrücken.

Fig. 14. Querschnitt durch die Stiletregion des Rüssels in der Mitte der Stiletbasis (siehe den nebenstehenden Holzschnitt bei 14. — Gez. mit Obj. V).



b Handgriff des Stiletes,
g Ausführungsgang des Giftreservoirs,
lm äussere Längsmuskeln des Rüssels,
lm, innere Längsmuskeln des Rüssels,
p Pigment der Stiletregion,
rm Ringfasern der Stiletbasis (oberer Theil derselben Fig. 4 *o*),
st »Längsstränge«,
stm Längs- oder Radialfasern des unteren Theiles der Stiletbasis (s. Fig. 4 *u*).

Fig. 15. Querschnitt durch den vorgestülpten Rüssel (siehe den obenstehenden Holzschnitt bei 15. — Gez. mit Obj. II).

bl Nebenstachelblasen,
ge Epithel des Grundes der Rüsselhöhle,
l Lumen der Rüsselhöhle,
m Längsmuskelfasern des Rüssels,
p Pigment der Stiletregion,
bm, *e*, *rm*, *rm,,* *s*, *st* wie in Fig. 13.

Digitized by Google

Beiträge zur vergleichenden Anatomie der hinteren Gliedmasse der Fische.

Von

M. v. Davidoff,

Assistent am zool. Institut zu Heidelberg.

Mit Tafel XXVIII—XXXI und 1 Holzschnitt.

Erster Theil.

Haie, Chimaera und Ganoidei chondrostei.

Die vorliegende Arbeit bildet den ersten Abschnitt einer Reihe von Untersuchungen, deren Ausgangspunkt eine vergleichende Myologie des Beckens der geschwänzten Amphibien gewesen ist. Nachdem ich durch hinlängliche Untersuchung des Thatsächlichen in dieser Gruppe in den Stand gesetzt war, das Gemeinsame, Wesentliche vom Speciellen, Unwesentlichen zu sondern, versuchte ich eine Vergleichung jener Muskulatur der geschwänzten Amphibien mit der gleichnamigen der Haie durchzuführen. Hierzu haben mancherlei Punkte Anstoss gegeben. Schon die Thatsache, dass die hintere Gliedmasse überhaupt geringeren Differenzirungen ausgesetzt ist, als es bei der vorderen der Fall, liess vermuthen, dass sie auch innerhalb der Muskulatur Zustände bewahrt hat, welche den Urformen der gnathostomen Wirbelthiere näher stehen. Die Untersuchung zeigte ferner, dass nicht nur die Anordnung der Beckenmuskeln der geschwänzten Amphibien eine sehr einfache ist, sondern erlaubte auch dieselbe auf ein Schema zurückzuführen, auf welches die betreffenden Muskeln der höheren Vertebraten sich werden ebenfalls beziehen lassen.

Die Vermuthung, dass die Beckenmuskeln der Fische resp. der

Digitized by Google

Haie auch nach demselben Typus gebaut seien, lag nun sehr nahe; und so glaubte ich die vergleichende Myologie des Beckens auch auf die Haie ausdehnen zu können. Von da erstreckte sich meine Arbeit auch auf die übrigen Fische, von welchen ich Chimära und die Ganoidei chondrostei, hier den Haien anschloss.

Da durch die Untersuchungen GEGENBAUR's die Skeletverhältnisse der hinteren Gliedmasse blos bei den Selachiern festgestellt wurden, so ergab sich eine Prüfung derselben bei den übrigen Fischen als nothwendig. Auch das mit der Muskulatur zusammenhängende Nervensystem ward bei den obengenannten Abtheilungen hinlänglich untersucht.

Somit umfasst meine Arbeit sowohl die drei grossen Abtheilungen der Fische als auch die geschwänzten Amphibien. Eine Reihe kleinerer Abhandlungen wird die Ergebnisse mittheilen.

Da meine Auffassung der hinteren Gliedmasse sowie der Gliedmassen überhaupt auf die von GEGENBAUR aufgestellte Theorie basirt ist, halte ich die Auseinandersetzung derselben hier für überflüssig und verweise auf die bekannten, diesen Gegenstand behandelnden Untersuchungen GEGENBAUR's.

Alle diese Arbeiten wurden in Heidelberg im anatomischen Practicum des Herrn Geh. Rath Professor Dr. C. GEGENBAUR ausgeführt, welchem ich sowohl für seine Theilnahme als auch für das reichlich gelieferte Material zu aufrichtigstem, wärmsten Danke verpflichtet bin.

I. Haie.

§ 1. Vom Skelete der hinteren Gliedmasse.

Das Wenige, was wir vom Becken der Haie zu bemerken haben, bezieht sich auf einige für das Verständniss der Nerven und Muskeln wichtige Punkte. Durch den Mangel eines etwa mit der Wirbelsäule in Zusammenhang stehenden dorsalen Abschnittes wird die ganze Gliedmasse ausschliesslich an den ventralen Seitenmuskeln gehalten, welche sich an die dorsale Fläche des Beckens festsetzen. Die beiderseitigen ventralen Beckentheile stossen in der Medianlinie an einander, wo sie bei einem von mir untersuchten Exemplare von Triakis semifasciatus auch getrennt bleiben, bei andern untersuchten Gattungen aber zu einem einzigen homogenen Knorpelstücke

Digitized by Google

verschmelzen[1]). Dieses scheint bei der Mehrzahl der Haie der Fall zu sein[2]).

Meistens stellen die beiden ventralen Beckenabschnitte einen quer von einer Flosse zur andern verlaufenden, ziemlich breiten und verschieden dicken Knorpelstab (oder Platte) dar, welcher die Längsaxe des Körpers entweder unter rechtem Winkel schneidet (Galeus) oder einen leicht nach vorn convexen Bogen bildet (Scyllium, Triakis, Acanthias)[3]), selten ist letzterer nach vorn concav, wie bei Squatina vulgaris (Molin)[4]). Die ventrale Fläche dieses Knorpelstabes zeigt stets eine leichte ventralwärts ragende Wölbung, während

---

[1]) Meckel scheint Letzteres für alle Plagiostomen anzunehmen, indem er ihnen gegenüber Chimaera stellt, bei welcher die Beckenplatten nicht verschmolzen sind (Syst. der vergleichenden Anat. Zweiter Theil, 1. Abtheilung. Halle 1824. pag. 303). Van der Hoeven gibt auch nur ein einziges Stück an: »In Chondropterygiis unicum os est, transverse positum et fere cylindricum etc.« (Dissertatio de sceleto piscium Lugd. Batav. 1822). Stannius sagt ebenfalls, dass »das Beckengerüst der Plagiostomen in einem einfachen queren Knorpelbogen besteht (Handbuch der Anatomie der Wirbelthiere. 2. Auflage. Berl. 1854. erstes Buch pag. 94). Dergleichen auch Cuvier und Valenciennes (His. nat. des poiss. Vol. I. pag. 382. Paris 1826—49). Richtiger drückt sich Duméril aus: comme cette dernière (ceinture scapulaire) elle est (ceint. pelvienne) constituée au dessous par une barre transversale en forme de quadrilatère allongé, composée d'abord de deux pièces latérales réunies sur la ligne médiane par une symphyse dont la trace même finit par disparaître« (Hist. nat. des poissons. Paris 1865—70. Tome I [Elasmobranches] pag. 37). Huxley sagt ebenfalls, dass das Becken der Elasmobranchier durch ein paar Knorpel repräsentirt ist, welche verschmelzen können u. s. w. (Handbuch der Anat. d. Wirbelthiere, übersetzt von Ratzel, Breslau 1873). Nach der von Gegenbaur aufgestellten Homodynamie der beiden Gliedmassengürtel mit den Kiemenbogen, geht das Becken der Haie, welches nur dem ventralen Abschnitte des gesammten Beckengürtels der Amphibien und Amnioten entspricht, aus dem ventralen Theil eines Kiemenbogens hervor. Es müsste also das Becken der Haie ursprünglich, bei den Urformen der Gnathostomen, aus zwei discreten Hälften bestanden haben, welche bei den jetzt lebenden Selachiern mehr oder weniger, theilweise gar nicht mit einander verschmolzen sind. (Siehe Gegenbaur, Grundriss der vergleichenden Anat. Zweite Auflage. Leipzig 1878. pag. 196 ff.)

[2]) Bemerkenswerth ist das analoge Verhalten der ventralen Abschnitte des Schultergürtels, wo die Medianverbindung beider Hälften ebenfalls beträchtlichen Variationen unterliegt, siehe Gegenbaur. Unters. Zweites Heft. (Schultergürtel der Wirbelthiere) pag. 77. Leipzig 1865.

[3]) Eine s förmige Krümmung bei Squatina gibt van der Hoeven an (op. cit. pag. 70).

[4]) Memorie dell' I. R. Istituto veneto di Scienze, lettere ed arti. Volume octavo Venezia 1859. Siehe die Abbildungen auf Taf. IX Fig. 2 und Taf. XI Fig. 7.

Digitized by Google

die dorsale Fläche eine dorsalwärts concave Krümmung besitzt. Von diesen drei Formen weicht das Becken von Heptanchus etwas ab. Es ist in dorso-ventraler Richtung um vieles dicker und in transversaler bedeutend schmäler als bei den andern erwähnten Haien. Im Ganzen stellt dasselbe hier eine rechteckige Platte (Fig. 1 *P*) dar, welche in der Mittellinie einen nach vorn gerichteten, kurzen und abgerundeten Vorsprung besitzt, dessen beiderseitige Ränder continuirlich in die vorderen leicht nach vorn concaven Ränder der Platte übergehen. Die laterale, das primäre Flossenskelet tragende Fläche ist bei Heptanchus ebenfalls etwas abweichend gestaltet. Während wir bei allen übrigen untersuchten Haien verschieden ausgebildete, die Articulation mit den Basalia vermittelnde Höcker oder Flächen finden, zeigt sich hier nur eine seichte, lateralwärts gerichtete Aushöhlung, welche sowohl das Basale metapterygii (Fig. 1 *B*) als den Randradius (*R*) trägt. Bei Acanthias (Fig. 2 *B*) sitzt das Basale metapterygii an einer kleinen ausgehöhlten Stelle des hinteren Beckenrandes, der Randradius hingegen articulirt mit dem hinteren lateralen Winkel desselben. Ausserdem befindet sich noch ein kleiner, frei auslaufender, vom vorderen Winkel ausgehender Fortsatz (*J*), welcher bei anderen Haien (Carcharias) bedeutender entwickelt erscheint. Die beiden Basalia haben bei Galeus am Becken ebenfalls getrennte Articulationsflächen, während sie bei Carcharias, Scyllium und Triakis beide nur an einem einzigen Höcker sitzen[1]). Vergleicht man die Abbildungen der primären Flossenskelete, welche GEGENBAUR gegeben hat, so kann man aus der Stellung der Articulationsflächen der Basalia zum Becken, auf die Beschaffenheit und Lage der entsprechenden Höcker und Flächen des Beckens schliessen[2]). Von besonderer Wichtigkeit sind für uns die in dem Becken sämmtlicher Haie vorhandenen Löcher[3]), welche sich als Nervencanäle erweisen werden. Es sind deren meistens zwei vorhanden, welche das Becken

---

[1]) Wahrscheinlich meint MECKEL diesen letzteren, die Basalia tragenden Höcker und den frei auslaufenden Vorsprung des Beckens, wenn er sagt, dass der Hüfttheil der Rochen und Haifische . . . »an beiden Enden, vorn und hinten, in einen Fortsatz ausläuft, von welchen der vordere nach vorn und unten, der hintere nach oben und hinten gewandt ist«. (pag. 303 op. citirt.)

[2]) GEGENBAUR. Ueber das Skelet der Gliedmassen der Wirbelthiere im Allgemeinen und der Hintergliedmassen der Selachier insbes. Jenaische Zeitschrift. Bd. V, Heft. 4.

[3]) MECKEL erwähnt die Löcher nicht, während MOLIN bei Scyllium stellare und Squatina vulgaris jederseits eines aufzeichnet.

Digitized by Google

in gerader Richtung von oben (dorsal) nach unten durchsetzen. Nicht selten, wie aus dem Verlaufe der bezüglichen Nerven ersichtlich ist, kommen Verschmelzungen beider Löcher zu einem einzigen, grösseren zu Stande (Galeus). Häufig kommt auch eines derselben, durch Verschmälerung der Beckenplatte von vorn nach hinten, zum vollständigen Schwinden z. B. bei Scyllium. Beide Löcher liegen gewöhnlich nah am lateralen Rande der Beckenplatte und lassen bei Heptanchus ein vorderes und ein hinteres (Fig. 1 *Fa*, *Fp*) unterscheiden; indessen rückt bei Acanthias das vordere lateralwärts, das hintere nach vorn, so dass wir hier ein mediales und ein laterales Foramen haben (Fig. 2 *Fm* u. *Fl*) [1].

Bezüglich des primären Flossenskeletes haben wir nichts weiteres hinzuzufügen, und verweisen auf die diesen Gegenstand betreffende Untersuchung GEGENBAUR's [2].

§ 2. Muskeln der hinteren Gliedmasse der Haie.

Unter den Muskeln der Gliedmasse verstehen wir nur diejenigen, welche entweder ihren Ursprung und Ansatz an derselben finden, oder durch ihre Wirkung ausschliesslich auf dieselbe angewiesen sind. Durch diese Merkmale sind sie von den die Gliedmasse fixirenden Seitenmuskeln streng unterschieden. Die horizontale Lage der Flosse gibt den ersten Grund zu einer Eintheilung der Muskeln in solche der dorsalen und ventralen Fläche [3].

---

[1] Auf die Frage, ob das Becken der Haie einem os pubis oder ischii der höheren Wirbelthiere entspricht, wollen wir nicht näher eingehen. Die Meinungen der Autoren sind verschieden. Zur Beantwortung dieser Frage ist vor Allem eine eingehende Untersuchung der betreffenden Skelettheile bei Amphibien und Reptilien erforderlich. Erst wenn diese Frage in Rücksicht auf diese Thiere, namentlich auf Amphibien, gelöst sein wird, wird wohl auch die endgültige Entscheidung für die Haie möglich.

[2] Siehe Anmerk. 2 pag. 453.

[3] Diese Eintheilung haben schon MECKEL und DUMERIL. Ersterer sagt von den Muskeln der Gliedmassen der Knorpelfische, dass sie nach einem einfacheren Typus als bei den Knochenfischen gebildet sind »und hauptsächlich aus einer oberen und einer untern Schicht bestehen« etc. ..... und weiter: »Die obere Schicht hebt, die untere senkt die Flosse kraftvoll!« Syst. d. vergl. Anat. 3. Theil pag. 9. DUMERIL spricht im Allgemeinen von den Muskeln der paarigen Flossen der Plagiostomen. »L'un des plans est superieur«, sagt er, »par consequent abducteur chez les Squales et l'elevateur chez les Raies; l'inférieur remplit un rôle absolument inverse«. CUVIER-MECKEL behandeln die Muskeln des Beckens der Fische ganz im Allgemeinen. Die Beobachtungen scheinen jedoch hauptsächlich den Knochenfischen entnommen zu sein. (Vergl. Anatomie Bd. I pag. 337, Leipzig 1810.)

Digitized by Google

Bevor wir zu unserer eigentlichen Aufgabe übergehen, müssen wir einen Blick auf die ventralen Seitenmuskeln werfen, namentlich auf die sie von aussen und innen umhüllenden Aponeurosen.

Die äussere ist eine derbe, glänzende, von dem Integument schwer zu trennende Membran. Sie ist mit jedem die Seitenmuskeln durchsetzenden Zwischenbande (Lig. intermusculare) fest verwachsen, und schickt in der Seitenlinie einen Fortsatz nach innen, welcher die ventralen Seitenmuskeln von den dorsalen trennt. Aehnliches findet auch an der Rückenlinie statt, wodurch die beiderseitigen dorsalen Muskeln geschieden sind. Die innere Aponeurose (perimysium internum, HYRTL) ist viel dünner. Sie liegt unmittelbar auf dem Peritoneum und ist mit diesem mehr oder weniger verwachsen. In der ventralen Mittellinie verbinden sich die beiderseitigen inneren Aponeurosen und verwachsen zu einem dicken Septum, welches hauptsächlich die Linea alba bildet (Fig. 11 u. 12 *S*). Mit diesem von der inneren Aponeurose gebildeten Septum verbinden sich die beiderseitigen äusseren Aponeurosen, so dass die Seitenmuskeln jederseits gleichsam in bindegewebigen Säcken eingeschlossen sind[1]). Von Wichtigkeit ist der Umstand, dass dieses Septum sich continuirlich auf das Becken fortsetzt, mit demselben (Acanthias ausgenommen) fest verbunden erscheint und sich sogar eine Strecke weit nach hinten zur Cloake erstreckt. Hier bildet es eine wichtige Ursprungsstätte für eine Anzahl ventraler Muskeln der Gliedmasse. MECKEL erwähnt diese Fortsetzung des Septum hinter das Becken nicht, indem er hier einfach eine Vereinigung der beiderseitigen, sonst von demselben entspringenden Muskeln, durch Uebergang der Fasern in einander annimmt. DUMÉRIL hingegen kennt dasselbe und bezeichnet es als Raphe. Von den Ursprüngen der ventralen Flossenmuskeln bei den Rochen sagt er: »*Chez les Raies, les ventrales (nageoires) ont pour élévateur et pour abaisseur, les deux plans de fibres qui en recouvrent les faces supérieure et inférieure. Ils sont, en même temps, abducteurs et antagonistes de deux muscles adducteurs (ventrale*

---

[1]) HYRTL beschreibt die beiden Aponeurosen bei Lepidosiren-paradoxa, wo sie sich ganz ähnlich verhalten. (Abhandlungen der Böhm. Gesellschaft der Wissensch. 5. Folge. Bd. III. pag. 617—618.)

Bei den Myxinoiden sollen sie nach JOH. MÜLLER auch vorhanden sein, »gegen die Haut hin sind die Muskeln (Seitenmuskeln) von einer Fascia superficialis bedeckt und nach innen gegen das Peritoneum liegt auch wieder eine innere Fascia. (Vergl. Anat. d. Myxinoiden. Abhandl. d. Berl. Acad. für das Jahr 1834. Berlin 1836.)

Digitized by Google

Muskeln) à fibres transversales, insérés d'une part au bord interne (Basale metapterygii) de ces nageoires, et de l'autre à un raphé median«. Und weiter von den Haien: »*Une disposition analogue se voit sur les Squales*« (Tome 1 pag. 56—57 op. cit.).

Der Ansatz der ventralen Seitenmuskeln an die hintere Gliedmasse erstreckt sich auf die ganze dorsale Fläche des Beckens. Der übrige laterale Theil der Gliedmasse, die eigentliche Flosse, ist von Ansätzen der Seitenmuskeln frei (vergl. Fig. 15).

Die Muskeln der ventralen Flossenfläche lassen innerhalb der untersuchten Haie zwei Zustände erkennen, von welchen der eine als der ursprünglichere angesehen werden darf. Wir finden denselben unter anderm auch bei Heptanchus cinereus, mit welchem wir die specielle Beschreibung beginnen wollen.

Nach Abnahme des Integumentes sehen wir die ganze ventrale Fläche des Beckens von einer gewaltigen Muskelmasse bedeckt (Fig. 11), welche von der gleichnamigen der andern Seite durch das beschriebene Septum (Fig. 11 *S*) vollkommen geschieden ist. Nach hinten hin, vom äussersten Ende des Septum, divergiren die beiderseitigen Muskeln in einem nach hinten offenen Winkel um zu den hinteren Theilen der Flosse zu verlaufen. In diesem Zwischenraume, etwas weiter hinten, befindet sich die Cloake[1]). Die oberflächlichen in der ganzen Länge des Septum von demselben entspringenden Fasern verhalten sich bis auf die vom hinteren Ende desselben kommenden (Fig. 11 *x*) vollkommen gleichmässig. Sie sind in einzelne, abgerundete, durch feine von der äusseren Aponeurose zwischen sie einragende Bindegewebslamellen von einander geschiedene Bündel gruppirt (Fig. 11 *Svs*) welche anfangs (vorn) einen geraden lateralwärts gerichteten Verlauf einschlagen, später eine schräge Richtung nach hinten und lateralwärts nehmen. Jedes einzelne Bündel geht auf das primäre Flossenskelet über, wird an seinem distalen (lateralen) Ende sehnig und lässt sich bis zum secundären Flossenskelet verfolgen. Die vom hinteren Ende des Septum entspringenden Muskeln reichen indessen nicht so weit, sondern setzen sich schon am Basale fest (Fig. 11 *x*), von welchem wiederum mehrere Muskelbündel ihren Ursprung nehmen und sich bis zu den »Hornfäden« erstrecken (Fig. 11 *Br*). Eine Abweichung finden wir am Randradius, indem hier eine feinfaserige Muskelmasse unter dem vordersten, noch vom Septum kommenden Muskelbündel hervortritt, einen schrägen

[1]) Vergl. zur Orientirung Fig. 12 (Acanthias).

Digitized by Google

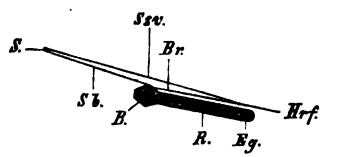
nach vorn und lateral gerichteten Verlauf nimmt, sich auf dem Randradius ausbreitet, um schliesslich wie die übrigen Muskeln am secundären Flossenskelete ihr Ende zu finden (Fig. 11 *Mp*).

Die weitere Zergliederung zeigt jedes vom Septum entspringende Muskelbündel von grösserer Complication, so dass an einem solchen mehrere Kategorien von Fasern unterscheidbar werden. Diese besitzen ihre specifischen Merkmale sowohl im Ursprung als auch im Ansatz. Die oberflächlichen eben betrachteten Fasern entspringen, wie wir sahen, ausschliesslich vom Septum und verlaufen ununterbrochen zum secundären Flossenskelete. Sie bilden eine Gruppe, welche wir als oberflächliche ventrale Schicht (Stratum superficiale ventrale) bezeichnen wollen. Die unter dieser Schicht gelegenen Fasern, welche wir als Stratum profundum zusammenfassen, zerfallen wiederum in mehrere für sich zu betrachtende Abtheilungen. Während die oberflächliche Schicht auch im Umfange der Beckenplatte lediglich vom Septum entspringt, ist die ganze ventrale Fläche der Beckenplatte von den Ursprüngen der tiefen Schicht eingenommen. Wir haben hier einmal diejenigen Bündel zu unterscheiden, welche vom vorderen und lateralen Theile der ventralen Fläche des Beckens entspringen, quer über das Gelenk zwischen dem Becken und dem Randradius ziehen und auf dem letzteren sich ausbreitend, schon äusserlich wahrgenommen wurden (Fig. 11 *Mp*). Hier am Randradius fehlt offenbar die oberflächliche Schicht, was daraus begreiflich wird, dass die Fasern dieser Schicht, um zu jener Stelle zu gelangen, einen nicht unbedeutenden nach vorn concaven Bogen beschreiben müssten. Eine zweite Gruppe wird durch Bündel gebildet, welche von den hinteren Partien der ventralen Beckenfläche und vom hinteren Rand des Beckens entspringen, schräg nach hinten und lateralwärts verlaufen und sich am vorderen Abschnitte des Basale metapterygii festsetzen. Diese »pelvico-basalen« Bündel reihen sich eng einer dritten Gruppe von Muskelzügen an, welche in der ganzen Länge des Basale, an dessen medialen Rand sich festsetzen, ihren Ursprung aber vom Septum nehmen (septo-basale Fasern). Die letzte Gruppe der tiefen Schicht bilden nun diejenigen Muskeln, welche vom Basale metapterygii selbst entspringen. Es sind einzelne, der Zahl der dem Basale ansitzenden Radien genau entsprechende Bündel. Sie verlaufen über die Radien hinweg, diesen nur mittelst lockeren Bindegewebes angefügt, zu dem secundären Flossenskelete (basio-radiale Schicht). Ihre distale Hälfte trägt eine sehnige Oberfläche, welche als Ansatzstelle den Fasern der oberflächlichen Schicht

Digitized by Google

dient. Von hier an stellen die basio-radiale Schicht und das Stratum superficiale ventrale eine derbe Sehne dar, welche mit den »Hornfäden« in Beziehungen tritt. — Das nähere Verhältniss dieser Sehne zu den Strahlen des secundären Flossenskeletes ist nicht genauer untersucht worden. Jedenfalls werden die »Hornfäden« von den Sehnen innig umfasst[1]).

Dieser Auseinandersetzung gemäss gliedert sich die ventrale Muskulatur von Heptanchus in eine oberflächliche und tiefe Schicht. Letztere besteht einestheils aus den pelvico- und septo-basalen, andrerseits aus den basio-radialen Fasern. Hierher schliesst sich auch die Muskulatur des Randradius an. Am Ursprung sind die vom Becken und Septum entspringenden Muskeln der tiefen Schicht von der oberflächlichen nur auf künstlichem Wege zu trennen; während sie am Ansatze sowohl der pelvico- als septo-basalen Schicht deutlich geschieden sind. Von der Muskulatur des Randradius abgesehen, kann man sich vorstellen, dass die Fasern der tieferen Schicht durch das Basale unterbrochen sind, so dass sie sich von denjenigen der oberflächlichen Schicht blos durch ihre tiefe Lage unterscheiden.



Der beigefügte Holzschnitt ist ein Schema, welches einen der Länge der Radien nach, hinter dem Becken geführten Durchschnitt vorzustellen hat. *S* ist das Septum; *B* Basale metapterygii; *R* Radius; *Eg* Endglied desselben;

[1]) Aus dieser Darstellung ist ersichtlich, dass die sog. Hornfäden der Haie und Holocephalen in gar keiner Weise mit dem primären Flossenskelete zusammenhängen, wie es Owen, der von einer Insertion dieser Strahlen an die peripherischen Knorpel der Flosse spricht, angegeben hat. (Sect. on the comp. Anat. Bd. I pag. 128. Zugleich siehe Gegenbaur, Unters. Heft II pag. 139.) Diese Strahlen haben mit den Knorpeln ebenso wenig zu thun wie die letztere bedeckenden Muskeln (Haie), welche sich sehr leicht zugleich mit den »Hornfäden« von den Radien ablösen lassen. Der laterale Theil der letzteren mit den ansitzenden Endgliedsstücken befindet sich bekanntlich schon innerhalb des Flossensaumes, zwischen den beiden Schichten (der dorsalen und ventralen) der »Hornfäden«, ist also hier auch von keiner Muskulatur bedeckt. Hingegen gewinnt die Ansicht von Bruch an Wahrscheinlichkeit (Zeitschr. für wiss. Zool. Bd. XI), der diese »Hornfäden« mit den Strahlen des secundären Flossenskeletes (welche allerdings als Epidermoidalgebilde von O. Hertwig nachgewiesen sind Morph. Jahrb. Bd. II: über das Hautskelet der Fische) verglichen hat. Es setzen sich nämlich auch bei den Teleostiern und Knochenganoiden, sowohl bei den mit knöchernen Strahlen des secundären Flossenskeletes versehenen Knorpelganoiden, die Endsehnen sämmtlicher Beckenmuskeln an die medialen umgebogenen Enden dieser Strahlen.

Digitized by Google

Hrf Hornfäden; *Ssv* Stratum superficiale; *Sb* septo-basale Schicht; *Br* basio-radiale Schicht.

Schliesslich bleibt nur noch übrig den hinteren Abschnitt der ventralen Flossenmuskulatur von Heptanchus ins Auge zu fassen. Wir bemerkten bereits vorhin eine hier eingetretene Sonderung, der zu Folge die oberflächlich gelagerten vom Ende des Septum entspringenden Fasern nicht bis zu den Hornfäden verlaufen, sondern schon früher sich am Basale festsetzen. Diese Muskelmasse ist ausserdem noch eigenthümlich gebaut (Fig. 11 *x*). Ihre feinen Fasern besitzen am medialen Rande eine dünne Aponeurose, von welcher distalwärts immer wieder neue Bündel entspringen. So kommt es, dass diese Muskelmasse distal sich bedeutend verdickt, dann in einem medianwärts convexen Bogen ihre feineren Fasern zum distalen Ende des Basale, auch zum ersten Gliedstücke der Stammreihe auslaufen lässt. Von derjenigen Stelle des Basale an, von welcher die letztbeschriebene Muskulatur sich anzusetzen beginnt, liegen die basioradialen Fasern oberflächlich (Fig. 11 *Br*).

Wir erkennen in der hier vorliegenden Differenzirung keine specifisch neuen Elemente, vielmehr lediglich septo-basale und basioradiale Fasern. Also wäre hier, wie wir es auch am Randradius sehen, das Stratum superficiale nicht vorhanden. Die eigenthümliche Aenderung, welche wir hier bei den septo-basalen Fasern antreffen, hängt wohl auch beim Weibchen auf irgend eine Weise mit auf die Begattung sich beziehenden Einrichtungen zusammen; denn diese Muskelschicht ist es gerade, welche bei den Männchen sich auf die knorplige Grundlage der dem Basale ansitzenden Begattungsorgane erstreckt.

Nachdem wir die Muskulatur der ventralen Flossenfläche bei Heptanchus betrachtet haben, bietet diejenige von Acanthias (vulgaris), welche dem zweiten Typus angehört, keine Schwierigkeiten. Wir sehen zunächst (Fig. 12), dass hier ein dreieckiges Stück der Beckenspange in der Medianlinie frei zu Tage tritt (Fig. 12 *P*), während die Ursprünge der Muskelfasern das Uebrige in Anspruch nehmen. Ferner setzen sich alle vom Septum und hinterem Beckentheile entspringenden Muskelfasern ausschliesslich am Basale fest und zwar an dessen ganzem medialen Rande bis zur Spitze (Fig. 12 *pb, sb*). Diese aus pelvico- und septo-basalen Fasern zusammengesetzte Schicht entbehrt der am hinteren Abschnitt der Flosse von Heptanchus vorgefundenen Differenzirung, sondern verhält sich in allen ihren Theilen gleichmässig. Die vom vorderen Beckentheile zum Randradius verlaufenden Fasern sind, wie bei Heptanchus, in keine grösseren

Digitized by Google

Bündel angeordnet. Sie haben einen geraden nach hinten und lateralwärts gerichteten Verlauf. Vom proximalen Ende des Basale metapterygii gestalten sich die auf dessen Radien gelegenen Muskelfasern zu grösseren Bündeln (Fig. 12 *Br*), welche ganz dieselbe Beschaffenheit haben wie die entsprechenden von Heptanchus, nur mit dem Unterschiede, dass sie keine, etwa vom Becken oder Septum kommende sich ihnen anschliessende Fasern enthalten. Sie entsprechen wie bei Heptanchus genau der Zahl der vom Basale getragenen Radien[1]).

Aus dieser Darstellung leuchtet ein, dass bei Acanthias die oberflächliche ventrale Schicht nicht vorhanden ist, dass vielmehr die ganze ventrale Muskulatur sich so verhält wie die tiefe Schicht bei Heptanchus. Es ist wahrscheinlich, dass die oberflächliche Schicht von Heptanchus bei Acanthias mit der tiefen Schicht verschmolzen ist. Dafür spricht nämlich eine dünne, das hier schon äusserlich sichtbare Basale metapterygii (Fig. 12 *B*) überziehende Aponeurose, welche beiderseits sowohl mit den vom Basale entspringenden als sich an dasselbe festsetzenden Muskeln im Zusammenhang steht.

Alle übrigen von mir untersuchten Formen schliessen sich bezüglich der Anordnung ihrer ventralen Flossenmuskulatur Heptanchus an. Einen interessanten Befund bietet Carcharias, bei welchem die oberflächliche Schicht noch eine Strecke weit vor dem Becken vom Septum entspringt. Im Uebrigen herrscht eine grosse Monotonie in der Anordnung der beschriebenen Muskeln.

Die dorsale Muskulatur der hinteren Gliedmasse ist verhältnissmässig einfacher gebaut als die ventrale und ihre Zusammensetzung ist der letzteren insofern analog, als hier ebenfalls eine oberflächliche

---

[1]) Diese bei Acanthias vorgefundene Anordnung der ventralen Flossenmuskeln war schon MECKEL bekannt. Nach ihm sollte der untere quere Muskel (ventrale Muskeln) allgemein in zwei Abschnitte getheilt sein, »der vordere (unsere Muskulatur des Randradius) geht von dem äusseren Theile des Beckengürtels zu dem vorderen Theile der Flosse, ohne sich an die Knorpelstücke der Grundfläche desselben zu heften; dagegen setzt sich der hintere an die Knorpelstücke (?) der Grundfläche (wahrscheinlich Basale metapt.), und erst von diesem entspringt die eigene Quermuskelschicht, die sich mit der vorderen verbindet«. Bei Torpedo reiht sich die ventrale Muskulatur wahrscheinlich Heptanchus an, indem bei ihr die beschriebene Sonderung von MECKEL vermisst wurde. Raja, Squatina und Squalus reihen sich Acanthias an. Bei ihnen wurden von MECKEL verschiedene Grade der Ausbildung der pelvico- und septobasalen Schicht (hinterer querer Muskel) gefunden. op. cit. 3. Theil. pag. 97 bis 98.

Digitized by Google

und tiefe Schicht unterschieden werden kann, welche beide sich distalwärts verbinden, um gemeinschaftlich zu den secundären Flossenstrahlen zu verlaufen.

Die oberflächliche Schicht entspringt im Bereiche der hinteren Gliedmasse von der äusseren Aponeurose (Fig. 14 *Ssd*). Ihr Ursprung beginnt etwa 2 cm über dem vorderen Beckenrande, wendet sich dann in einem leichten dorsalwärts convexen Bogen nach hinten, wo er fast in gleicher Höhe mit dem distalen Ende des Basale metapterygii aufhört. Die Fasern dieser Schicht verlaufen bei Heptanchus ohne Unterbrechung bis zu ihrer Ansatzstelle, während sie bei Acanthias im vorderen Theile etwa in der Mitte ihres Verlaufes von feinen Inscriptiones tendineae unterbrochen sind (Fig. 14 *It*). Diese betreffen jedoch nur die oberflächlichen Fasern der Schicht. Am Ursprungstheile besteht das Stratum superficiale aus einer compacten Masse abwärts gerichteter Fasern, welche bei Heptanchus nur am hinteren Theile der Flosse deutlich in einzelne grössere Bündel gruppirt erscheinen. Sie bestehen bei diesem Thiere wiederum aus einer Anzahl über einander gelagerter Zipfel, von welchen die oberflächlichen sich immer weiter distalwärts als die tieferen mit den sehnigen Oberflächen der tiefen Schicht verbinden. Ueberhaupt befindet sich die Vereinigungsstelle der beiden Schichten am hinteren Abschnitte der Flosse viel weiter distalwärts als am vorderen. Bei Acanthias ist diese Schicht erst von der Inscription an in einzelne den Bündeln der tiefen Schicht entsprechende Abtheilungen zerfallen, welche in ihrem Verlaufe keine weitere Gliederung erkennen lassen (Fig. 14). Ferner kann das Stratum superficiale dorsale schon von seinem Ursprung an, wie es bei Galeus (canis) und Triakis (semifasciatus) stattfindet, in eine Anzahl gesonderter, sogar ziemlich weit auseinander stehender Bündel getrennt sein, so dass man durch die Zwischenräume den weiteren Verlauf der äusseren Aponeurose wahrnehmen kann. Die vorderen Bündel sind auch hier jedes für sich mit einer feinen Inscription behaftet. Bei allen von mir untersuchten Haien bildet diese Schicht am hinteren Flossenrande eine viel dichtere Masse, welche niemals Inscriptionen besitzt (Fig. 14 *d*).

Ueber das Stratum dorsale profundum können wir uns kurz fassen (Fig. 15 *spd*). Der auf den Radien des Metapterygium liegende Abschnitt desselben besteht, wie auf der ventralen Fläche, aus zahlreichen den Radien genau correspondirenden Bündeln, welche sämmtlich vom lateralen Theile der dorsalen Fläche des Basale entspringen. Zu diesem Zwecke ist am letzteren eine der Ursprungs-

Digitized by Google

linie der Muskeln entsprechende Crista entwickelt (Fig. 15 *Cr*). Jedes Bündel trägt am distalen Theile eine sehnige Oberfläche: die Ansatzstelle der oberflächlichen Schicht. Am Randradius entspringen diese Muskeln nicht wie auf der ventralen Fläche vom Becken (dessen dorsale Fläche, wie wir bereits sahen, von den Insertionen der Seitenmuskeln eingenommen wird), sondern von den mit dem Becken in Verbindung stehenden homogenen Stücke des Randradius (Basale propterygii).

Ausserdem habe ich, mit Ausnahme von Heptanchus, bei allen untersuchten Gattungen der Haie am Randradius noch einen kleinen Muskel angetroffen, welcher von der dorsalen Fläche des, bei Acanthias den Randradius tragenden Winkel des Beckens seinen Ursprung nimmt, dann in eine Anzahl (bei Acanthias neun) feiner, strahlig divergirender Bündel zerfällt, von welchen je eines sich mit einem Bündel der tiefen Schicht verbindet[1]) (Fig. 15 *Mr*). Schliesslich bleibt uns nur noch ein paar Worte über die Muskeln der bei den Männchen vorhandenen Begattungsorgane zu sagen. Unter den untersuchten Haien befand sich nur ein einziges männliches Individuum und zwar Carcharias menisorrah. Die knorplige Grundlage der »Basalanhänge« (siehe pag. 463) (Halteapparate, LEYDIG[2]) war äusserst einfach beschaffen, und bestand nur aus einem, am letzten Gliede des Basale metapterygii sitzenden knorpligen Stab, an dessen lateralem Rand, vorn, noch zwei Radien befestigt waren. Die septo-basalen Fasern erstreckten sich bis zu seinem hinteren Ende. Eine andere Muskelgruppe, welche am hinteren Ende des Basale ihren Ursprung nahm, umhüllte mit ihren Fasern das lange Knorpelstück, anfangs blos von aussen her, weiter hinten in seinem ganzen Umfange und reichte bis zur Spitze desselben. Aus einer

---

[1]) MECKEL hat diese accessorische Muskelmasse nur bei Squatina gefunden und bringt sie hier in Zusammenhang mit der mächtigen Entwicklung der septobasalen Schicht. »Nur ist bei Squatina, übereinstimmend mit der Anordnung des Niederziehers der Hinterflosse, die Sonderung insofern noch stärker entwickelt, als sich vorn von der Spitze des senkrechten, kleinen äusseren Beckenastes eine starke dreieckige Sehne nach aussen begibt, deren auseinander strahlende Muskelfasern sich bald mit der oberflächlichen und tiefen Schicht verbinden«. Die Verbindung mit der oberflächlichen Schicht habe ich bei keinem untersuchten Haie gefunden. Letztere begibt sich stets über die strahlige Muskelmasse hinweg zu den Bündeln der eigentlichen tiefen Schicht, wie bei Heptanchus. MECKEL, op. cit. pag. 98.

[2]) Zur Anatomie und Histologie der Chimaera monstrosa, Archiv f. Anat. und Physiol. 1851. pag. 264.

Digitized by Google

Arbeit von PETRI[1]) ist indessen ersichtlich, dass wir an diesen Basalanhängen (Pterygopodien, PETRI)[2]) primäre und secundäre Knorpelstücke unterscheiden müssen, dass ferner letztere während der postembryonalen Entwicklung des Thieres sich allmälig theils aus »Hautlamellen und Falten« theils »im Innern des Pterygopodium aus Bindegewebe entwickeln« (pag. 325). Als primärer Knorpel besteht der von uns auch bei Carcharias gefundene Stab. Dieser ist, morphologisch betrachtet, die Fortsetzung der Stammreihe und kann durch quere Gliederungen in einzelne Abschnitte gesondert sein. Alle übrigen Knorpel, wenn es nicht nachweisbare Radien sind, sind secundärer Natur. Diese Thatsache ist auch für die Beurtheilung der Muskeln der Basalanhänge von Bedeutung, indem sie zugleich mit der Complication des terminalen Abschnittes derselben sich differenzirt haben müssen.

§ 3. Von den Nerven der hinteren Gliedmasse der Haie.

Wir haben es hier mit ventralen Aesten von Spinalnerven zu thun, welche zu den Muskeln der Gliedmasse in Beziehung stehen. So umfangreich die Arbeiten über das peripherische Nervensystem sind, so beziehen sich fast alle Angaben nur auf Gehirnnerven und auf die centralen Verhältnisse der Rückenmarksnerven, während das peripherische Verhalten nur hier und da und zwar fast ausschliesslich bei Teleostiern berücksichtigt wurde. So sind die

---

[1]) Die Copulationsorgane der Plagiostomen. Zeitschr. für wiss. Zoologie. Bd. XXX Heft 2.

[2]) Ein unpassender Name. Wir können bei den Selachiern ebensowenig von Füssen als von Unter- und Oberschenkeln reden. Dass im »Flossenfusse« kein Theil der Bauchflosse ist, »welcher im Zusammenhang mit den übrigen Theilen desselben ein der hinteren Extremität der höheren Wirbelthiere homologes Organ« (pag. 296) vorstellt, beweist seine durch die Anpassung an die Begattungsvorgänge vor sich gegangene Differenzirung. Indem es in die Dienste des Geschlechtsapparates getreten ist, hat es jedenfalls aufgehört »Fuss« zu sein. Wenn die hintere Extremität der Haie sich auf die höheren Vertebraten vererbt hat, so kann das nur für den indifferenten Theil der Flosse, welcher wirklich noch als Gliedmasse besteht, gelten, keineswegs aber für Theile desselben, welche als Begattungsorgane fungiren. Im weiteren Verlauf unserer Arbeit werden wir diese Organe »Basalanhänge« nennen, ohne irgend welche Ansprüche auf die fernere Geltung dieses Namens zu machen. Er ist insofern bequem als er die topischen Beziehungen dieser Organe bezeichnet, und dieselben von den übrigen bei den Holocephalen vorhandenen Begattungsorganen (Sägeplatte und Fortsatz am Kopfe = Cartilage sus-cephalique. DUM. op. cit. Bd. I. pag. 682) zu unterscheiden hilft.

Digitized by Google

Angaben von STANNIUS [1]) hauptsächlich von Knochenfischen entnommen. Wichtiger sind die Beobachtungen von SWAN [2]), welche die Nerven der paarigen Flossen bei Raja batis betreffen, ferner diejenigen von CUVIER und MECKEL [3]) in Bezug auf die Rochen. Die beiden letzteren Autoren, wie DUMÉRIL [4]), geben die Gesammtzahl der bezüglichen Nerven an. Was aber die Haie betrifft, so fehlen, soviel mir bekannt, weitere Angaben gänzlich.

Die Zahl der die Muskeln der hinteren Gliedmasse versorgenden Nerven [5]) ist bei den von mir untersuchten Haien verschieden. Ihre Vertheilung aber wiederholt sich in den Grundzügen bei allen Gattungen mit der den niederen Entwicklungsstufen eigenen Gleichartigkeit.

Sämmtliche zur Extremität verlaufenden Nerven spalten sich, die beiden ersten resp. vordersten am Becken, die übrigen am Basale metapterygii in zwei Aeste, von welchen der eine, etwas schwächere, auf die dorsale, der andere auf die ventrale Fläche der Flosse tritt [6]). Eine Verschiedenheit der Extremitätennerven unter sich besteht darin, dass die ventralen Aeste der beiden vordersten, um auf die für sie bestimmte Fläche zu gelangen, die knorpelige Beckenplatte durchsetzen (Heptanchus, Acanthias, Galeus, Scyllium). Sie treten in die oben beschriebenen Nervencanäle des Beckens ein. Beim Vorhandensein eines einzigen Nervencanals (Carcharias, Triakis) können entweder beide in diesen Canal eintreten, dessen Entstehung somit aus der Verschmelzung zweier Canäle zu erschliessen ist (Triakis), oder es tritt blos der ventrale Ast des ersten Extremitätennerven ein, weshalb wir hier den Schwund des hinteren Nervencanals annehmen.

Sowohl auf der dorsalen als auch der ventralen Fläche der Flosse besteht in den Verzweigungen und Verbindungen der bezüglichen Aeste der Extremitätennerven unter sich eine gleichsam

---

[1]) Das periph. Nervensystem der Fische. Rostock, 1849. pag. 125.

[2]) SWAN, Jos. Illustrations of the comparative anatomy of the nervous system. London 1835.

[3]) op. cit II. Theil. pag. 276.

[4]) Siehe op. cit. Bd. I. pag. 77.

[5]) Die ventralen Aeste sämmtlicher untersuchten Haie liegen auf der inneren Aponeurose und sind abgerundete glänzende Stränge, von welchen die dicksten kaum 1 mm breit sind.

[6]) Dieselbe Beobachtung hat THACHER an der Brustflosse von Mustelus canis gemacht. »The aborad four (12—15) branches, coming directly from the myelon advance each bifurcate, sending one branch to the dorsal and the other to the ventral side of the fin«. (Median and paired fins, a contribution to the history of vertebrate Limbs. Transactions of the Connecticut academy. Vol. III. 1877. pag. 305.)

Digitized by Google

metamerenartige, zwischen je zwei Nerven sich regelmässig wiederholende Anordnung, welche übrigens in untergeordneten Dingen zahlreiche Variationen bietet. Die drei ersten, zuweilen auch nur die beiden ersten oder nur der erste Extremitätennerv weichen von dieser allgemeinen Verzweigungsart etwas ab, lassen sich aber, wie wir sehen werden, dennoch auch den übrigen Nerven anreihen.

Bei Acanthias vulgaris ist die Verzweigung dieser Nerven von mir am genauesten untersucht worden, daher lege ich diese Gattung meiner Darstellung zu Grunde. Jeder ventrale Ast eines jener Nerven (Fig. 13), (abgesehen von den beiden vordersten) senkt sich gleich nach seiner Ablösung vom Stamme in die tiefe ventrale Schicht der septo- resp. pelvico-basalen Fasern und vertheilt sich daselbst, bei den übrigen Haien auch der oberflächlichen Schicht eine Anzahl feiner Fädchen abgebend; darauf zieht er quer über das Basale metapterygii (Fig. 13 *B*) und kommt so, zwischen die Bündel der basio-radialen Schicht in die Tiefe tretend, auf die Radien zu liegen. Hier verhalten sich sämmtliche ventralen Aeste vom fünften (incl.) an (Fig. 13 v^5) vollkommen gleichmässig. Jeder empfängt ein vom nächst vorderen Nerven kommendes Fädchen, wird darauf zusehends dicker, gibt an dieser Stelle gewöhnlich mehrere, lateralwärts längs der Radien verlaufende Zweige ab und begibt sich schliesslich zum ventralen Aste des nächst hinteren Extremitäten-Nerven (vergl. Fig. 13). Dieser wiederholt genau die eben geschilderten Verhältnisse. Die ventralen Aeste der beiden ersten Nerven (v^1 und v^2) zerfallen nach ihrem Austritte aus den entsprechenden Nervencanälen (Fig. 13 u. 2 *Fm* u. *Fl*) sogleich in eine Anzahl von Aesten, welche sich grösstentheils in der sie bedeckenden Muskulatur (des Randradius, theilweise auch in den pelvico-basalen Fasern) auflösen. Einige anastomosiren untereinander und bilden stärkere Stämmchen, welche ihre Richtung nach den Radien des Metapterygium einschlagen. Der ventrale Ast des dritten Nerven (v^3) zerfällt, auf den Radien angelangt, sofort in zwei Aeste, welche beide, weiter lateralwärts, sich mit den ihnen am nächsten gelegenen Zweigen der nächst vorderen und hinteren ventralen Aeste verbinden. *Auf diese Weise hängen alle ventralen Aeste der Extremitätennerven unter sich zusammen und bilden vom vierten Aste angefangen, einen lateralwärts am Basale metapterygii und diesem parallel verlaufenden Längsstamm (Fig. 13 Lv), welcher zwischen je zwei in ihn eingehenden Nerven, lateralwärts verlaufende Zweige abgibt.* Dieses Verhält-

Digitized by Google

niss ist bei den vordersten Nerven wenig deutlich, lässt sich aber durch die stets vorhandenen Anastomosen ihrer Aeste unter sich und mit den weiter hinten gelegenen Nerven noch erkennen.

Jener Längsstamm wird am distalen Ende des Basale metapterygii äusserst fein und scheint sich in den hier gelegenen basio-radialen Muskeln aufzulösen. Die von ihm entspringenden Aestchen (Fig. 13 *Rl*) liegen zwischen je zwei Muskeln und scheinen in ihrer Anzahl sowohl den Radien als auch den zugehörigen Muskeln zu entsprechen. — Die grosse Feinheit dieser Aestchen liess nicht ermitteln, ob jedes von ihnen sich später nochmals spalte und mit seinen Zweigen je zwei ihm zur Seite gelegene Muskeln innervire; oder ob jedes für je nur einen Muskel bestimmt ist. Auch können wir nicht mit Bestimmtheit sagen, wie weit lateralwärts diese Fädchen verlaufen. Einige habe ich fast bis zu den »Hornfäden« zu verfolgen vermocht.

In der Nervenverästelung auf der dorsalen Fläche der Flosse findet sich ebenfalls eine Längsstammbildung (siehe Fig. 15 u. 27). Diese liegt aber nicht mehr auf den Skelettheilen, sondern auf der tiefen dorsalen Muskelschicht (vergl. Fig. 15). Der dorsale Ast des ersten Extremitätennerven, der mächtigste aller übrigen dorsalen Aeste (Fig. 15 u. 27 d^1), liegt anfangs auf der dorsalen Fläche des Beckens, begibt sich unmittelbar hinter dem vorderen frei auslaufenden Fortsatze des Beckens (Fig. 15 u. 2 *J*) auf die dorsale Fläche der ventralen Muskulatur des Randradius (Fig. 15 *Mp*), welche hier keinem Skelettheile aufliegt. Darauf tritt der erste dorsale Ast unter die kleine strahlig divergirende Muskelmasse (Fig. 15 *Mr*), gibt innerhalb derselben mehrere Zweige ab, welche theilweise zwischen den einzelnen Muskelbündelenden zum Vorschein kommen und sich zur oberflächlichen Schicht begeben (Fig. 15 *Zob*). Hierauf verbindet sich dieser Ast mit einem feinen Aestchen des nächst hinteren Nerven (Fig. 27 d^2), verläuft aber selbst weiter und tritt endlich zwischen den Zipfeln der strahligen Muskulatur hervor (Fig. 15) und sendet noch mehrere Zweige zur oberflächlichen Schicht. Fig. 15 und 27 geben über fernere Verhältnisse der dorsalen Aeste genaue Orientirung. Wir finden am vorderen Theile der Flosse zwei Längsstämme (*mL* u. *lL*), welche beide nach hinten zu in einen gemeinsamen Stamm zusammenfliessen (*gL*). Dieser nimmt noch die vier letzten dorsalen Aeste auf und lässt sich weiter nach hinten fast bis zum hinteren Ende des Basale metapterygii verfolgen. Beide Längsstämme sind durch feine vom medialen zum lateralen Stamm verlaufende Aestchen verbunden (vergl. die genannten Figuren). Beide,

Digitized by Google

wie auch der gemeinsame Stamm geben Zweige der Muskulatur ab, wobei es scheint, als ob die Aeste des medialen und des gemeinsamen Stammes für die tiefe Schicht bestimmt seien (Fig. 15 und 27 *Zt*), während die des lateralen sich unstreitig in der oberflächlichen Schicht auflösen[1]) (Fig. 15 u. 27 *Zob*).

Diese peripherische Verzweigung der dorsalen und ventralen Aeste wiederholte sich bei anderen untersuchten Haien mit zahlreichen aber unwesentlichen Varietäten, namentlich in der Verbindungsart der vordersten Nerven und in der Zahl der von den Längsstämmen abgehenden Zweige. Letzteres hängt wohl auch mit der Verschiedenheit der Radienzahl des Metapterygium zusammen. Diese Einzelheiten als unwichtig übergehend, will ich nur hervorheben, dass in den Verbindungen der dorsalen und ventralen Aeste der Extremitätennerven ein nicht unwichtiges physiologisches Moment gegeben ist, indem nämlich kein einziger Nerv ein Gebiet für sich zu versorgen hat. Die Erwägung des Mangels von Ansae oder Plexusbildung zwischen den ventralen Aesten der Spinalnerven lässt diesen Längsstämmen eine grössere Bedeutung gewinnen. Sie ersetzen hier die Plexusbildungen der höheren Vertebraten, und gestatten zu behaupten, dass die Plexusbildung bei den Haien in der Extremität selbst stattfinde.

Richten wir nun unsere Aufmerksamkeit auf den vordersten jener Nerven, welcher die Eigenthümlichkeit aufweist, dass er niemals aus den Elementen eines einzigen ventralen Astes besteht, sondern stets aus mehreren, zum mindesten aus zwei, sich zusammensetzt. Dieses Verhältniss erreicht bei den von mir untersuchten Haien sein Maximum bei Acanthias. Hier nimmt der erste direct zur Extremität verlaufende Nerv (Fig. 27) noch vor seiner Theilung in den ventralen und dorsalen Ast einen langen zur Seite der ventralen Me-

[1]) Die aus den Anastomosen der Extremitätennerven hervorgehenden, in der Gliedmasse selbst gelegenen Längsstämme, sind keineswegs eine blos den paarigen Gliedmassen der Fische zukommende Bildung. Sie findet auch zwischen den dorsalen Aesten der Spinalnerven in den Muskeln der Rückenflosse statt, sowohl bei den Ganoiden als auch bei Gadus, Lota und Lepidoleprus. Die ventralen Aeste bilden solche Stämme an der Schwanzflosse z. B. bei Lota. Zuweilen sind auch zwei Stämme vorhanden, von welchen der eine dann mehr ventralwärts gelegen ist als der andere (siehe STANNIUS, das periph. Nervensyst. etc. pag. 119 u. 120). Am Schwanze der Rochen ist von ROBIN eine ähnliche Bildung beobachtet worden. Ann. des Sc. nat. troisième série, tome VII. Paris 1847.

Digitized by Google

dianlinie verlaufenden Längsstamm auf (Fig. 27 *C*), in welchen successive die nächst vorderen sieben ventralen Aeste vollständig eingehen (Fig. 27 *II—VIII*). Er lässt sich als ein überaus dünnes Fädchen noch weiter nach vorn und dorsalwärts bis zum nächstvorderen R. ventralis verfolgen (Fig. 27 *I*), wo er als nichts anderes erscheint als ein nach hinten gerichteter Endast dieses Nerven. Der andere Endast desselben verläuft auf dem bei anderen vor ihm liegenden ventralen Aesten üblichem Wege ventralwärts und zerfällt in eine Anzahl feiner in den ventralen Seitenmuskeln sich vertheilender Zweige. *Wir sehen also, dass der beschriebene Längsstamm als Ast eines bestimmten R. ventralis beginnt, eine Anzahl hinten gelegener Rr. ventrales in sich aufnimmt, und als ein mächtiger Stamm sich mit dem ersten direct zur Extremität verlaufenden Nerven verbindet, worauf dann die Theilung in die beiden Aeste zur Extremität erfolgt. Dieser lange Sammelnerv (N. collector) sendet zwischen je zweien in ihn eingehenden Nerven feine medial gerichtete Zweige den Bauchmuskeln ab* (Fig. 27 *Z*).

Bei Galeus setzen blos vier Rr. ventrales den ersten Extremitätennerven zusammen (Fig. 28), wobei eine kleine Abweichung von den Befunden bei Acanthias stattfindet. Bei Galeus sendet nämlich der vorderste, mit der Extremität in Beziehung stehende Nerv ein feines Fädchen zum nächst hinteren, welcher jenes in sich aufnimmt und gleich darauf selbst einen Zweig nach hinten schickt. Der letztere fliesst mit dem nächst hinteren ventralen Aste zusammen, welcher, nachdem er hier einige Zweige den Seitenmuskeln abgegeben hat, sich mit dem ersten direct zur Extremität verlaufenden R. ventralis (Fig. 28 *IV*) zu einem dicken Stamm verbindet. An Galeus reiht sich Triakis an, bei welchem der erste Extremitätennerv gleichfalls aus den Elementen von vier ventralen Aesten zusammengesetzt ist. Bei Heptanchus finde ich ihn blos aus den Elementen dreier ventraler Aeste gebildet und zwar in der nämlichen Weise wie bei Acanthias. Scyllium (Fig. 29) und Carcharias endlich lassen die Bildung eines Collectors nicht mehr erkennen. Den vordersten zur Extremität gelangenden Nerven (Fig. 29 *II*) finde ich mit dem zunächst vor ihm gelegenen R. ventralis (Fig. 29 *I*), nur mittelst eines dünnen Fädchens verbunden.

Zur Erlangung einiger Aufschlüsse über diese eigenthümlichen, so grossen Schwankungen unterworfenen Befunde, wurde eine Zählung der Spinalnerven vorgenommen. Dieselbe zeigte, dass die zur Gliedmasse in Beziehung tretenden ventralen Aeste bei verschiede-

Digitized by Google

nen Gattungen nicht die nämlichen aus der Zahlenreihe der übrigen Nerven sind. Bei den erwähnten Gattungen beträgt die Differenz neun Nerven. Auf einer Seite steht Scyllium, bei welchem der erste (vorderste) Extremitätennerv der 25. ist. An Scyllium reiht sich Carcharias mit dem 27. Nerven. Galeus und Heptanchus (der 32. und 34. Nerv) weichen nur um einen Nerven von Triakis und Acanthias (der 31.) ab. Auch die Gesammtzahl der mit der Gliedmasse in Beziehung stehenden Nerven ist bedeutenden Schwankungen ausgesetzt. So sind es bei Scyllium 10 Nerven, bei Carcharias blos 8, bei Galeus wahrscheinlich ebenfalls 10, bei Triakis und Heptanchus 11, bei Acanthias aber 17 (vergl. Fig. 27). *Aus der Vergleichung dieser Verhältnisse geht hervor, dass bei denjenigen Gattungen, deren Becken am meisten nach hinten gerückt ist, z. B. bei Acanthias, wo sogar noch der 47. ventrale Ast zur Extremität tritt, eine bei weitem grössere Zahl der Rr. ventrales an der Zusammensetzung des ersten Extremitätennerven Theil nimmt*[1]).

[1]) Die unten beigefügte Tabelle mag alle diese Verhältnisse veranschaulichen. Die, jedem R. ventralis in der Reihe der Spinalnerven zukommende Zahl befindet sich oben. Die Punkte in den Quadratfeldern deuten diejenigen Nerven an, die bei jeder Gattung mit der Extremität in Verbindung stehen; die zweite Punktreihe die mit dem ersten Extremitätennerven verbundenen ventralen Aeste, wobei also das letzte (rechts gelegene) mit einem doppelten Punkte versehene Quadratfeld den ersten Extremitätennerv andeutet.

Rr. vv. d. Spinalnerven	25	26	27	28	29	30	31	32	33	34	35	36	37	38	39	40	41	42	43	44	45	46	47
Scyllium	:	:	.	.	.	.	.	.	.	.	.												
Carcharias			:	:	.	.	.	.	.	.	.												
Acanthias							:	:	:	:	:	:	:	:	:	.	.	.	.	.	.	.	.
Triakis							:	:	:	:	.	.	.	.	.	.	.						
Galeus								:	:	:	:	.	.	?	?	?	?	?					
Heptanchus										:	:	:	.	.	.	.	.	.	.	.	.		

Digitized by Google

II. Chimaera.

§ 1. Vom Skelete der hinteren Gliedmasse.

Bezüglich des Skeletes der hinteren Gliedmasse der Chimaera will ich bei der in Vergleichung mit den Plagiostomen sich findenden, nicht geringen Umgestaltung — die Ergebnisse GEGENBAUR's kurz wiederholen und diesen die eigenen Beobachtungen hinzufügen.

Der Beckengürtel (Fig. 3) besteht aus einem knorpligen Bogen, an dessen hinterem Rand, etwa in der Mitte jeder Hälfte, das Basale metapterygii (*B*) eingelenkt ist, weshalb wir hier deutlich einen dorsalen (*Pd*) und ventralen (*Pv*) Abschnitt des Beckens erkennen können. Letzterer besteht aus einer breiten, ziemlich dicken Platte, welche im Ganzen eine nach vorn convexe Krümmung aufweist und mit der gleichnamigen der andern Seite einen leicht ventralwärts gewölbten Bogen bildet. Die beiderseitigen hinteren Ränder der ventralen Abschnitte umfassen mit ihrer hinteren Concavität einen breiten von der inneren Aponeurose überzogenen und die Cloake enthaltenden Raum. Die Verbindung der beiderseitigen Hälften erfolgt durch Bindegewebe und ist bei den weiblichen Individuen lockerer als bei den männlichen, — was schon DUMÉRIL[1]) bekannt war. Am medialen vorderen Winkel der Platte besteht ein leichter Ausschnitt, welcher das bei GEGENBAUR mit *A* bezeichnete, als Sägeplatte[2]) benannte, in einer Tasche des Integumentes eingebettete Organ trägt (Fig. 3 *A*). Der mediale Rand desselben ist mit sechs kurzen, bei gewöhnlicher Lage nach vorn gerichteten Zähnchen bewaffnet, welche beim Hervorstülpen des Organs, wobei seine ursprünglich ventrale Fläche zur dorsalen wird, ihre Spitzen nach hinten kehren. Von diesem Ausschnitt beginnt ein längs des vorderen Randes der Platte ziehender Wulst (*w*), welcher weiter lateralwärts nach hinten umbiegt und zu dem die Articulation mit dem Basale metapterygii (Fig. 3) vermittelnden Vorsprung des Beckens sich begibt. Er bildet eine Grenze zwischen dem dorsalen und ventralen

---

[1]) »Les deux pièces latérales de la ceinture pelvienne, au lieu d'être confondues et de former une barre transversale, restent isolées, laissant entre elles un intervalle occupé par un ligament lâche, et sont reunies par une articulation moins serrée que chez les mâles. Hist. nat. d. poissons T. I. pag. 671.

[2]) pag. 453. op. cit. pag. 453 Anm. 2.

Digitized by Google

Beckentheile (Fig. 3 *Pd* u. *Pv*). Der erstere (*Pd*) ist ein dünnes, breites, dorsalwärts sich allmälig verjüngendes, etwa 3 cm langes Stück, welches etwas nach hinten gekrümmt und in den ventralen Seitenmuskeln eingebettet erscheint, so jedoch, dass seine äussere Fläche schon nach Abnahme des Integumentes durch die dünne äussere Aponeurose sichtbar ist (vergl. Fig. 20). Sein vorderer Rand besitzt beim Uebergange in den gleichnamigen des ventralen Abschnittes einen seichten Ausschnitt (Fig. 3 *as*), dessen dorsale Begrenzung etwas verdickt erscheint, und mit dem beschriebenen nach hinten umbiegenden Wulste des ventralen Abschnittes zusammenfliesst. Der mit dem Basale metapterygii articulirende Vorsprung ist nach hinten gerichtet, abgerundet und am hinteren Ende mit einer leicht ausgehöhlten wagrecht gerichteten Articulationsfläche versehen.

Von Interesse ist das Verhalten der im Becken vorkommenden Nervencanäle. Auf der Figur GEGENBAUR's[1]) finde ich blos zwei derselben abgebildet, was, wie ich aus den vier, von mir untersuchten Exemplaren schliessen kann, ein verhältnissmässig seltener Fall ist. Gewöhnlich finden sich deren vier (Fig. 3 Fv^1, Fv^2, Fd^1 u. Fd^2), zwei kommen dem ventralen Abschnitte (Fv^1 u. Fv^2) und zwei dem dorsalen zu (Fd^1 u. Fd^2). Ueber ihre Lage orientirt uns die betreffende Figur. Die in der Zahl der Löcher vorkommende Variation hängt, wie später gezeigt wird, mit den Verschiedenheiten in der Verbindungsweise der betreffenden Nerven zusammen. Das Skelet der Flosse besteht aus einem kurzen breiten Basale metapterygii (Fig. 3 *B*), mit wulstartig verdicktem fast geradlinigem medialem Rande; der laterale, in einen lateralwärts convexen Bogen sich verbreitend, hat die fächerförmig divergirenden Radien (Fig. 3 *r*) angefügt. Am vorderen Theile geht das Basale continuirlich in ein breites in der Reihe der Radien liegendes Stück über, welches lateral beträchtlich verdickt ist (Fig. 3 *R*). Die Radien sind, ohne den Randradius, zwölf an Zahl und tragen sämmtlich kleine Endgliedstücke (*Eg*), welche zuweilen noch kleinere Knorpelstücke zwischen sich fassen. Der medialen resp. hinteren Fläche des letzten (12.) Radius ist noch ein dünnes, längliches Knorpelstückchen angeschmiegt, welches ohne Zweifel ein von der Verbindung mit dem Basale losgelöster rudimentärer Radius ist (*rr*).

Die mit der Hintergliedmasse verbundenen Basalanhänge sind

---

[1]) op. cit. pag. 453 Anm. 2. Taf. 16 Fig. 22.

Digitized by Google

einfacher gebaut als bei den Rochen und vielen Haien, und das Skelet dieser Organe hat schon lange genaue Beschreibung gefunden [1]).

Wie allgemein angegeben, besteht das Skelet des Basalanhanges (Fig. 3 *Ba* u. Fig. 4) aus drei discreten Stücken (C^1, C^2, C^3), von welchen zwei die directe Fortsetzung des Basale vorstellen (C^1, C^2), während das dritte (C^3) dem ersten Stücke (C^1) angefügt ist. Letzteres (d. h. das vorderste Stück) ist kurz, aber in dorso-ventraler Richtung beträchtlich verbreitert. Seine mediale und laterale Fläche sind rinnenförmig vertieft (Fig. 4 mediale Fläche), weshalb auch sein dorsaler und ventraler Rand bedeutend verdickt erscheinen. Vom vorderen Theile des dorsalen Randes dieses Stückes entspringt ein schwach gekrümmter, nach vorn, ventral- und medianwärts gerichteter Fortsatz (Fig. 3 u. 4 *x*), vor dessen Basis eine lateralwärts gekrümmte nach hinten ziehende Crista ausgeht (*cr*), welche dem medialen Rande des dritten Stückes (C^3) genau angepasst ist und theilweise auch dasselbe trägt. Am zweiten Stücke (C^2), welches dem hinteren Ende des ersten ansitzt, unterscheidet GEGENBAUR einen Körper und drei Fortsätze. Anfangs hat der Körper des zweiten Stückes die Form des ersten, so dass die an den beiden Flächen des letzteren vorhandenen Rinnen continuirlich auf das zweite Stück übergehen (vergl. Fig. 4). Allmälig aber wird dasselbe breiter und abgerundeter und läuft nach hinten in die drei bekannten Fortsätze aus (Fig. 3 u. 4 *1*, *2*, *3*), von welchen man einen ventralen (*1*) und zwei dorsale (einen lateralen [*3*] und einen medialen [*2*]) unterscheiden kann. Am ventralen Rande des Körpers ist eine leichte Erhebung bemerkbar (Fig. 3 *Cr*), welche unmittelbar am vorderen Ende desselben beginnt und sich nach hinten und lateralwärts erstreckt, um auf den dorsalen lateralen Fortsatz überzugehen; während der ventrale Rand des Körpers continuirlich in den ventralen Fortsatz (*1*) sich erstreckt. Für die Muskeln und Nerven dieses Organs ist die am zweiten Stück sich darstellende von innen nach aussen gerichtete Spiral-Drehung von Bedeutung. Das dritte Stück endlich (C^3) ist eine dünne knorplige Platte, etwa von der Form eines gleichschen-

---

[1]) Ausser den schon citirten Werken siehe: BONNATERRE, Histoire naturelle des poissons in d. Encyclopedie methodique. Paris 1787. pag. 14. — BLOCH, J. G., Systema Ichtyologiae iconibus CX illustratum. Berol. 1801. pag. 349. — JARREL, (Wile) A history of British fishes. III. Edit. Lond. 1859. Bd. II. pag. 467. — GÜNTHER, Catalogue of the fishes in the British Museum. Lond. 1859—70. vol. VIII. pag. 350.

Digitized by Google

keligen Dreieckes, dessen dorsale Fläche eine dorsalwärts offene Einbuchtung erkennen lässt (Fig. 3 u. 4 C^3). Beide Schenkel (der mediale und laterale Rand) sind etwas abgerundet mit unregelmässigen Krümmungen. Am vordersten lateralen Winkel läuft diese Platte in einen gebogenen Fortsatz aus, welcher zur lateralen Seite des ventralen Randes sich begibt, wo er mittels festen Bindegewebes fixirt ist (Y). Er überbrückt hier die an der äusseren Fläche des ersten Stückes vorhandene, schon erwähnte Rinne zu einem Canal.

Beim Weibchen ist am hinteren Ende des Basale metapterygii nur ein kurzes nach hinten spitz auslaufendes Knorpelstäbchen vorhanden, welches, wie aus den Ansätzen der Muskulatur hervorgeht, dem ersten Stücke des Basalanhanges des Männchen entspricht. Der Unterschied zwischen den beiden Geschlechtern der Holocephalen scheint ein ziemlich weitgreifender zu sein. Ich fand den ventralen Abschnitt des Beckens beim Weibchen breiter als bei dem Männchen, ein nach DUMÉRIL bei Callorhynchus noch viel mehr ausgesprochener Befund. Bezüglich der übrigen Beschaffenheit der Begattungsorgane verweisen wir auf die Abhandlung GEGENBAUR's [1]).

§ 2. Muskulatur der hinteren Gliedmasse.

So complicirt uns auf den erten Blick die Muskulatur der hinteren Gliedmasse von Chimaera erscheint, so lässt sie sich nach genauer Prüfung ziemlich leicht auf die der Haie zurückführen.

Die Seitenmuskeln sind wie bei den Haien, von aussen und innen her mit Aponeurosen überzogen, von welchen die äussere (Fig. 20 *Pex*) sehr dünn und durchsichtig erscheint. Sie überzieht, wie wir schon bemerkt, den dorsalen Abschnitt des Beckens, ohne jedoch mit demselben verbunden zu sein. In der Medianlinie sind auch hier die beiderseitigen inneren Aponeurosen verschmolzen, bilden aber hinter dem Becken kein ausgesprochenes Septum mehr, sondern eine derbe, unmittelbar dem Peritoneum aufliegende Lamelle. Wie bei den Haien entspringen von dieser Stelle jederseits zahlreiche Muskelfasern, jederseits von der Medianlinie derart abweichend, dass das bei den Haien schmale Septum sich bei Chimaera zu einem ziemlich breiten medianen Bande gestaltet (Fig. 16 und

[1]) op. cit. pag. 453 Anm. 2.

Digitized by Google

17 *S*). Der Ansatz der Seitenmuskeln am Becken umfasst nur den vorderen Rand des ventralen, die beiden Ränder und die ganze innere Fläche des dorsalen Abschnittes (vergl. Fig. 20 u. 22), auf welches Verhalten wir später zurückkommen.

Nach Abnahme des Integumentes tritt uns die oberflächliche ventrale Schicht entgegen (Fig. 16), deren Ursprung von der ventralen Fläche des ventralen Beckenabschnittes continuirlich auf das beschriebene Band der äusseren Aponeurose übergeht (Fig. 16 u. 17 *Ssv*). Der bei weitem grössere Theil der Fasern entspringt von diesem Bande, während der Ursprung der übrigen nur einen Theil der Ventralfläche des erwähnten Beckentheils in Anspruch nimmt (vergl. die eben genannten Figuren). Derselbe lässt den ganzen vorderen gewulsteten Rand des Beckens (*w*) frei und hört lateralwärts noch vor dem medialen Nervencanale auf (Fig. 16 *Fv*^{2}). Von dieser Stelle an verlaufen die Fasern des vorderen Randes der oberflächlichen Schicht, den ganzen übrigen Theil des ventralen Beckentheils frei lassend, lateralwärts etwas nach hinten, über die Articulation des Basale mit dem Becken hinweg. Der hintere Rand dieser Schicht ist leicht concav, so dass der ganze Muskel in der Mitte seines Verlaufes dicker und schmäler erscheint. Zum Basale hat er gar keine Beziehung. Alle seine Fasern verlaufen über dasselbe hinweg zu den Radien, auf welchen der hintere Theil sich sogleich in eine Anzahl feiner Zipfel (*7*) spaltet, welche sich mit den unter ihnen sich findenden Muskelbündeln verbinden. Dies geschieht in der Art, dass der zuerst vom hinteren Rande des Muskels sich ablösende Zipfel, fast schon am Basale mit den Bündeln der tiefen Schicht zusammentritt, während der nächst vordere Zipfel viel weiter lateralwärts greift. Auf diese Weise geht die Vertheilung weiter, bis am vorderen Flossentheile die Zipfel dicht an den Hornfäden sich mit der tiefen Schicht verbinden. Aus der betreffenden Figur (Fig. 16 siehe auch Fig. 17) wird ersichtlich, dass für mehrere vordere Bündel der tiefen Schicht (Fig. 16 u. 17 *Br*) kein entsprechender Zipfel der oberflächlichen vorhanden ist, dass letztere also am hinteren Abschnitte der Flosse fehlen. *Die oberflächliche Schicht ist also auch hier hauptsächlich am vorderen Flossentheile entwickelt, während sie nach hinten zu allmälig abnimmt.* Beim Weibchen sind die einzelnen Zipfel gleichmässiger ausgebildet, und verlaufen gleichweit lateralwärts; indessen fehlen sie auch hier am hinteren Abschnitte der Flosse.

Ohne Zweifel entspricht dieser Muskel in toto der ventralen

Digitized by Google

oberflächlichen Schicht der Haie. Die einzige Abweichung von Letzterer besteht in dem Ursprunge vorderer Fasern von Skelettheilen, was bei keinem der untersuchten Haie der Fall ist.

Ungleich complicirter ist die tiefe ventrale Schicht. Die septobasalen Fasern der Haie sind hier gar nicht vertreten, indem alle an das Basale sich festsetzenden Muskelbündel vom Becken entspringen, somit pelvico-basale Fasern sind. Sie bilden einen dicken Muskelbauch (Fig. 16 u. 17 *Pb*), welcher von der ganzen Ausdehnung des hinteren Randes und von einem Theil der dorsalen Fläche des ventralen Beckenabschnittes entspringt. Die Fasern sind sämmtlich nach hinten und aussen gerichtet und setzen sich, die hinteren resp. medialen ausgenommen, an die ganze Länge des medialen Randes des Basale fest. Der Ansatz der hinteren Fasern erstreckt sich bei den männlichen Individuen weiter nach hinten, auf das erste Gliedstück und den Fortsatz *X* des Basalanhanges. Gerade diese Fasern sind es, welche GEGENBAUR meint, wenn er von starken Muskeln spricht, welche sich an den gekrümmten Fortsatz *X* befestigen [1]). Beim Weibchen beschränkt sich der Ansatz auf das Basale selbst.

Die basio-radialen Fasern bieten eine grössere Schwierigkeit. Sie verlaufen nicht mehr in der den Haien eigenthümlichen einfachen Art, sondern lassen eine Anzahl verschiedener Gruppen erkennen, welche, obwohl nicht scharf, von einander gesondert werden können. Der Ursprung dieser Fasern erstreckt sich nicht allein auf das Basale, sondern geht auch auf die Radien über, von welchen namentlich am hinteren Flossenabschnitt feine mit sehnigen Oberflächen versehene Muskeln entspringen. Sie verlaufen schräg lateralwärts und nach vorn über die ihnen zunächst gelegenen Radien hinweg, um sich mit den vom Basale herkommenden Fasern zu verbinden (siehe Fig. 18 *r*). Dieses Verhalten ist, wie schon bemerkt, besonders am hinteren Flossenabschnitte ausgebildet, wo die oberflächliche Schicht fehlt. Das Verhältniss der letzteren zu diesen kleinen »radialen« Muskeln wäre somit ein umgekehrtes. Nach vorn zu nehmen die radialen Muskeln in demselben Maasse ab, in welchem die oberflächliche Schicht zunimmt. Dasselbe Verhältniss ist an den basio-radialen Muskeln ausgeprägt (Fig. 16 u. 17 *Br*): während sie am hinteren Abschnitt ziemlich dicke discrete Bündel darstellen, werden sie am vorderen Theile der Flosse schmächtiger und lassen

[1]) pag. 455 op. cit. pag. 453 Anm. 2.

Digitized by Google

sich, namentlich am Basale, nicht mehr in einzelne Bündel zerlegen. Diese Veränderung beginnt ganz plötzlich an derjenigen Stelle, von welcher an die Bündel der oberflächlichen Schicht sich bis zu den secundären Flossenstrahlen erstrecken. Von da an ist der ganze vordere Theil der basio-radialen Schicht oberflächlich aponeurotisch und darüber befindet sich noch eine besondere, am medialen vorderen Winkel der Flosse beginnende und schräg nach hinten und lateralwärts verlaufende Muskelmasse (Fig. 17 *Y*), deren einzelne Zipfel sich mit den erwähnten Aponeurosen verbinden.

Wenn also auch die bei den Haien gefundenen Einrichtungen im Ganzen bei Chimaera erhalten blieben, so ist doch, namentlich durch das Vorkommen besonderer von den Radien entspringender Muskeln, eine nicht unbedeutende Differenzirung ausgedrückt. Daraus lässt sich ein für die weitere Forschung auf dem Gebiete der vergleichenden Myologie nicht unwichtiger Schluss ziehen: dass der Ursprung der Muskeln von den Radien überhaupt einen secundären Zustand repräsentirt. Der Umstand, dass die oberflächliche Schicht bei Chimaera auch von Skelettheilen entspringt, erklärt sich vollständig durch das Fehlen der tiefen Schicht auf der ventralen Fläche des ventralen Beckentheiles.

Auch die oberflächliche dorsale Schicht bei Chimaera ist complicirter als bei den Haien und lässt drei discrete sowohl im Ursprung als auch im Ansatz differenzirte Muskeln unterscheiden. Nur der erste oberflächlich gelagerte Muskel, welchen wir als portio prima des Stratum dorsale superficiale bezeichnen wollen (Fig. 20 *pp*), entspringt lediglich von der äusseren Aponeurose, während der Ursprung des zweiten, portio secunda (Fig. 21 *ps*), sich auch auf das Ilium erstreckt und derjenige des dritten, portio tertia, ausschliesslich an demselben stattfindet (Fig. 21 *pt*).

Der Ursprung der portio prima (Fig. 20 *pp*) beginnt etwa $1^1/_2$ cm hinter dem Ilium in der Höhe einer Linie, welche durch die Winkel der Zwischenbänder der Seitenmuskeln (siehe Fig. 20, 21 u. 22) gebildet wird. Diese verlaufen nämlich in der Höhe des Ilium anfangs von oben (dorsal) schräg nach unten und hinten, ändern jedoch in einem nach vorn offenen Winkel ihre Richtung, um dann nach vorn und ventralwärts zu verlaufen. Eine durch die Winkel projectirte Linie würde das Ilium etwa in der Mitte seiner Länge schneiden. Weiter nach vorn erstreckt sich der Ursprung der portio prima in einem dorsalwärts gewölbten Bogen, welcher am Ilium seine Höhe erreicht, sich weiter nach vorn wieder senkt und hier

Digitized by Google

tiefer, als es vor dem Ilium der Fall war, also unter die beschriebene Linie hinabreicht. Er hört gerade da auf, wo von den ventralen Seitenmuskeln sich ein feiner, quer auf die oberflächliche Schicht verlaufender Zipfel ablöst (Fig. 20 u. 21 *Ml*). Die Fasern der portio prima verlaufen ununterbrochen zum vorderen Abschnitte der Flosse, wo sie bis zum secundären Flossenskelete reichen. Sie sind hier in keine grösseren Bündel gesondert und nehmen wie auf der ventralen Fläche nach hinten zu allmälig ab. Die Oberfläche dieses Muskels ist nur an der durch den Verlauf des erwähnten Zipfels der Seitenmuskeln bezeichneten Stelle, etwa in der Mitte, sehnig. Sie gewährt zugleich dem letzteren eine geeignete Ansatzstelle. Dieser Zipfel selbst (Fig. 20 *Ml*) nimmt nach hinten zu allmälig ab und geht schliesslich in eine feine flache Sehne über, welche noch eine Strecke weit nach hinten verfolgbar ist.

Nach Wegnahme des beschriebenen Muskels treffen wir die Ursprünge der beiden anderen zur oberflächlichen Schicht gehörigen Portionen (Fig. 21 *ps*, *pt*). Die portio secunda entspringt hinter dem Ilium, anfangs mit der portio prima gemeinsam von der äusseren Aponeurose. Weiter nach hinten wendet sich jedoch ihr Ursprung von dem der portio prima ab, indem er auf den hinteren Rand des Ilium übergeht, wo er bis zum Ursprung der portio tertia (Fig. 21) hinabreicht. Ihre Fasern sind abwärts gerichtet, bilden anfangs einen sehr flachen Muskelbauch, der unter allmäliger Convergenz seiner Fasern sich bald zu einem dicken, ovalen Muskel umformt. Beim Männchen ist er an den lateralen Rand des ersten Stückes des Basalanhanges festgeheftet, beim Weibchen an das dem Basale ansitzende Knorpelstück (Fig. 18 *ps*).

Die portio tertia endlich entspringt ausschliesslich vom Ilium (Fig. 21 *pt*). Ihr Ursprung beginnt von derjenigen Stelle, an welcher der Iliumursprung der portio secunda aufhört, und erstreckt sich weiter abwärts, indem er auch auf die äussere Fläche des Ilium übergeht. Der Verlauf der Fasern ist nach hinten und aussen gerichtet. Der anfangs compacte Muskelbauch zerfällt am vorderen Abschnitte der Flosse in eine Anzahl kurzer Zipfel (vergl. Fig. 21), von welchen die vorderen sich viel früher als die weiter nach hinten gelegenen mit den sehnigen Oberflächen der tiefen Schicht verbinden. Weiter nach hinten (auf den Figuren wegen der Stellung der Flosse nicht sichtbar) lassen sich seine Fasern nur künstlich in einzelne Abtheilungen trennen. Sie reichen bis zum secundären Flossenskelete, sind am ganzen hinteren Theile der Flosse vorhanden

Digitized by Google

und verbinden sich am hinteren Winkel derselben mit den kleinen von den Radien entspringenden, mit sehnigen Oberflächen versehenen Muskeln, welche ähnlich wie an der ventralen Fläche der Flosse entwickelt sind. Zwischen der portio prima und tertia findet ein umgekehrtes Verhältniss statt. Erstere breitet sich am vorderen Flossentheile aus, während das Gebiet der letzteren der hintere Abschnitt der Flosse ist.

Aus dieser Beschreibung geht hervor, dass bei Chimaera eine bedeutende Differenzirung der oberflächlichen dorsalen Schicht und zwar in drei discrete Muskeln besteht. Trotz dieser Differenzirungen ist der bei den Haien aufgestellte Charakter dieser Schicht erhalten geblieben. Den Ursprung vom Ilium (portio prima und theilweise die portio secunda) haben wir von einem secundären Vorgang abzuleiten, ebenso wie wir das Entspringen der radialen Muskeln von den Radien beurtheilt haben. Im Uebrigen verhält sich die oberflächliche Schicht ganz so wie bei den Haien. Sie entspringt auch von der äusseren Aponeurose und verbindet sich mit den sehnigen Oberflächen der tiefen Schicht. Die einzige Schwierigkeit bietet die portio secunda dadurch, dass sie sich direct an Skelettheilen befestigt.

Ueber die tiefe dorsale Schicht (siehe Fig. 21 u. 22) können wir uns kurz fassen, besonders nachdem wir die gleichnamige auf der ventralen Fläche betrachtet haben, mit welcher sie viel Gemeinsames hat. Die basio-radialen Fasern sind hier besonders am vorderen Abschnitte der Flosse entwickelt und stellen kleine gesonderte Muskelbündelchen dar, welche von hinten nach vorn dachziegelförmig über einander lagern (Fig. 22 *Sdp*). Sie entspringen nicht vom medialen gewulsteten Rande des Basale, sondern weiter lateralwärts von seiner dorsalen Fläche. Ihr Ursprung ist sehnig. Sie werden jedoch bald fleischig und setzen sich, mit Ausnahme der am Randradius gelegenen, vordersten, sämmtlich an die sehnigen Oberflächen der kleinen radialen Muskeln fest. Nach hinten zu nimmt die basio-radiale Schicht allmälig ab und fehlt am hinteren Abschnitte der Flosse gänzlich, wodurch der hintere Abschnitt des Basale von Muskelursprüngen frei bleibt. Die radialen Muskeln der dorsalen Fläche haben aponeurotische Oberflächen und sind, gleich denen der ventralen Fläche, namentlich am hinteren Flossenwinkel entwickelt. Sie verlaufen aber hier umgekehrt, von vorn über den ihnen zunächst nach hinten zu gelegenen Radius. Gegen die Mitte der Flosse verbinden sie sich mit den basio-radialen Fasern, während

Digitized by Google

sie am hinteren Winkel, wo diese fehlen, mit den Fasern der portio secunda in Verbindung treten (Fig. 18 *r*).

Es bleibt uns nur noch ein Muskel zu besprechen (Fig. 16, 17, 20, 21 u. 22 *Ir*), welcher vom vorderen Rande des Ilium entspringt und zwar unmittelbar vor dem zwischen den beiden Beckenhälften vorhandenen Ausschnitte (siehe Fig. 21 *Ir*[1]). Er verläuft auf dem Ilium nach hinten und lateralwärts, bedeckt hier den Nervencanal (*Fd*[2] Fig. 21) und begibt sich dann weiter zum vorderen lateralen Flossenwinkel, wo er sich an den verdickten Endabschnitt des Randradius (dorsale Fläche) festheftet (M. Ilio-radialis).

Wir möchten diesen Muskel für ein Homologon der bei Acanthias vorgefundenen strahlig divergirenden Muskulatur halten (Fig. 15 *Mr*). Sie nimmt ebenfalls ihren Ursprung von Skelettheilen (der dorsalen Fläche des Beckens) und breitet sich am Randradius, allerdings mit den Fasern der tiefen Schicht verbunden, aus. Ebenso wie der M. Ilio-radialis bekommt die strahlige Muskulatur von Acanthias ihre Nerven von den ersten dorsalen Aesten. Man könnte sich vorstellen, dass die Fasern der betreffenden Muskulatur des Acanthias sich zusammengelegt und einen compacten Muskelbauch gebildet, dann die tiefe Schicht verdrängt haben und bis zum Skelete vorgedrungen sind, um sich an dasselbe festzuheften. Was den Ursprung betrifft, so muss dieser, wenn jene Deutung richtig ist, weiter nach vorn gewandert sein, so dass er sich nicht mehr auf den bei Acanthias den Randradius tragenden Vorsprung des Beckens beschränkte, sondern auf den vorderen Rand gerückt ist, von wo er auf den dorsalen Abschnitt überging.

Die Muskeln der sexuellen Anhänge der Männchen endlich zerfallen in zwei Hauptgruppen: in die der Sägeplatte und in die des Basalanhanges.

Die erste Gruppe, deren Functionen in dem Hervorstülpen der Sägeplatte besteht, ist dem entsprechend angeordnet. Es sind zahlreiche, eine compacte Muskelmasse bildende Fasern, welche von der dorsalen Fläche des Beckens ihren Ursprung nehmen. Dieser erstreckt sich nach hinten bis zum Ursprunge der pelvico-basalen Fasern, wobei zwischen beiden auf der dorsalen Fläche des Beckens eine leichte Crista ausgebildet ist. Der laterale Rand dieser Muskelmasse zieht dicht am medialen Loche des ventralen Beckentheils vorüber, so dass der in dasselbe eintretende Nerv den Muskel nicht zu durchsetzen braucht. Eine kleine Gruppe von Muskelfasern entspringt constant unmittelbar vor dem medialen Loche. Sämmtliche Fasern convergiren zur Basis der Sägeplatte, verlaufen über deren Articulation mit dem Becken hinweg und inseriren am Grunde der Sägeplatte. Diese Muskelgruppe wird von einigen feinen Aesten innervirt, welche von dem aus der Vereinigung der beiden ersten Extremitätennerven

Digitized by Google

(siehe Fig. 30 *Sms*) gebildeten Stamme, noch vor seiner Theilung in die beiden Aeste (1. ventraler und 1. dorsaler Ast der Extremitätennerven *v'* u. *d'*) ausgehen. Dieser Umstand spricht dafür, dass diese Muskelgruppe nicht der Muskulatur der Gliedmasse angehört, sondern sich aus den ventralen Seitenmuskeln differenzirt hat, deren Ansätze an das Skelet der hinteren Gliedmasse sich ursprünglich wohl auch auf die dorsale Fläche des ventralen Beckentheiles (wie es bei den Haien stattfindet) erstreckten.

Die zweite Muskelgruppe (diejenige des Basalanhanges) besteht aus drei vollkommen gesonderten Muskeln, von welchen nur ein einziger sein punctum fixum am eigentlichen Flossenskelete (Basale metapterygii) besitzt. Die beiden anderen gehören ganz dem Basalanhange an. Alle drei Muskeln erstrecken sich jedoch nicht weiter als bis zu den Basen der drei vom Körper des zweiten Stückes ausgehenden Fortsätze (siehe Fig. 16, 17 u. 19). Der vom Basale metapterygii entspringende Muskel (Fig. 16, 17 u. 19 *Fl*) ist ein Flexor des Basalanhanges. Er liegt als ziemlich dicker compacter Muskelbauch, dessen Fasern sämmtlich gerade nach hinten verlaufen, auf dem ventralen Rande des ersten und zweiten Stückes. Er entspringt vom hinteren Ende des Basale (siehe die gen. Figuren) und zwar von der ventralen Seite des medialen gewulsteten Randes desselben, geht dann auf das erste Stück über, von welchem auch, wie es scheint, mehrere Fasern entspringen und zieht dann an der medialen Seite der beschriebenen Crista des zweiten Stückes vorbei (siehe Fig. 3 *Cr*), um sich an der Basis des ventralen Fortsatzes festzusetzen. Manche Fasern dieses Muskels scheinen in das den betreffenden Fortsatz überziehende Integument überzugehen, ein Fall, welcher auch bei den Rochen vorkommt (Raja oculata).

Der zweite Muskel (Fig. 16, 17 u. 19 *Abd*), ein Abductor, entspringt vom lateralen Rande des dritten, dem ersten Stücke ansitzenden Knorpels und ist hauptsächlich auf der lateralen Fläche und dem dorsalen Rande des ersten Stückes gelagert. Er überbrückt in Folge dessen die hier vorhandene Rinne. Seine vorderen Fasern haben wesentlich einen schrägen, dorsal und nach hinten gerichteten Verlauf, während die weiter nach hinten gelegenen Fasern mehr gerade nach hinten verlaufen. Der Ansatz dieses gewaltigen Muskels dehnt sich von der lateralen Seite des ventralen Randes des ersten und zweiten Stückes aus, wo er am letzteren die laterale Fläche der Crista einnimmt und erstreckt sich weiterhin derselben folgend, gemäss der Spiraldrehung des Körpers dieses Stückes auf dessen dorsale Fläche, wo er am Grunde des medialen dorsalen Fortsatzes aufhört. Die von der Spitze des dritten Stückes entspringenden Fasern verlaufen direct zur Basis des erwähnten Fortsatzes (vergl. Fig. 19).

Der dritte Muskel endlich, dessen Function eine adductorische ist (Fig. 19 *Ad*), befindet sich auf der medialen Fläche des ersten und zweiten Stückes. Er entspringt von derjenigen Stelle des ersten Stückes, an welcher die hier vorhandene Rinne beginnt und verläuft in letzterer weiter nach hinten auf das zweite Stück, grenzt hier an den dorsalen Rand des Abductor und setzt sich schliesslich an die mediale Fläche des ventralen Fortsatzes fest.

Die Beurtheilung der Muskeln der Basalanhänge von Chimaera kann nur nach einer Untersuchung der gleichnamigen Muskeln bei den Plagiostomen mit Erfolg vorgenommen werden, weshalb ich hier nicht weiter auf dieselbe eingehen will.

Digitized by Google

§ 2. Von den Nerven der hinteren Gliedmasse.

Das Verhältniss der Nerven von Chimaera ist insofern von besonderem Interesse als manche vollkommen neue Einrichtungen zu den alten mit den Haien gemeinsamen hinzukommen. So finden wir bei Chimaera alle zur hinteren Gliedmasse verlaufenden ventralen Aeste der Spinalnerven unter sich mittels feiner Ansae verbunden. Jeder Nerv theilt sich aber wie bei den Haien in einen dorsalen und ventralen Ast, welche Einrichtung trotz mancher Complicationen (z. B. der Vermehrung der Zahl der Nervencanäle im Beckengürtel) erhalten blieb. Die vordersten Nerven haben einen auffallend nach hinten gerichteten Verlauf (siehe Fig. 30), durch welchen sie sich von den übrigen vor ihnen gelegenen ventralen Aesten unterscheiden. Der mit der Wirbelsäule gebildete Winkel beträgt nur etwa 45°. Die Richtung weiter nach hinten gelegener Nerven wird eine zur Wirbelsäule rechtwinklige und die beiden hintersten Nerven sind sogar etwas nach vorn gerichtet. Dieser Umstand hängt wohl mit der Kürze des Basale zusammen, welches wie bei den Haien, so auch hier, der Zielpunkt der meisten jener Nerven ist.

Die Gesammtzahl der mit der hinteren Gliedmasse im Zusammenhang stehenden Nerven entspricht im Grossen und Ganzen der der Haie (11); während diese Nerven in Bezug auf die Reihe der übrigen Spinalnerven bedeutend weiter nach vorn verlegt sind. Ebenso wie bei den Haien erscheint der vorderste Nerv aus den Elementen mehrerer ventralen Aeste zusammengesetzt, aber nicht mehr in derselben einfachen Weise, vermöge eines Längsstammes. Schon der 22. ventrale Ast nimmt am ersten Extremitätennerven Theil (Fig. 30). Er sendet nach hinten ein langes, dünnes Fädchen (Fig. 30 *rp*), welches zwei feine Zweige (*a* u. *b*) vom 23. R. v. aufnimmt, sich dann auf eine gleich zu beschreibende Weise mit den beiden Theilungsästchen des aus dem 23. und 24. Rr. vv. entstandenen Stamm verbindet. Der R. v. des 23. Spinalnerven nimmt nach Abgabe von Zweigen zu dem nach hinten gerichteten Aste des 23. (*rp*), einen vom 24. R. v. kommenden R. communicans auf (*c*), gibt darauf noch ein feines in den Bauchmuskeln sich auflösendes Fädchen nach hinten ab und verbindet sich schliesslich unmittelbar an der dorsalen Fläche des ventralen Beckentheiles mit dem 24. ventralen Aste. Aus dieser Verbindung geht ein dicker kurzer Stamm (*y*)

Digitized by Google

hervor, welcher, nach Abgabe einiger Zweige zur Muskulatur der Sägeplatte (*zms*), in zwei Aeste zerfällt, von welchen jeder mit einem Theilungsästchen des nach hinten gerichteten Astes des 22. R. v. sich verbindet. Das zu dem hinteren Zweige tretende Fädchen verläuft dabei quer über den anderen Ast (*v'*) des Stammes. Die beiden Aeste begeben sich in die Nervencanäle des Beckens: der vordere in den dorsalen des Iliums (Fig. 3 *Fd*^{1}), der hintere in den lateralen resp. hinteren Canal (Fig. 3 *Fv*^{12}) des ventralen Beckentheiles. Der 25. R. v. schickt ebenso wie alle übrigen dem nächst vorderen einen R. comm. und theilt sich ebenfalls am Becken in zwei Aeste (Fig. 30 v^2, d^2), welche in die beiden anderen Canäle des Beckengürtels eintreten (Fig. 3 *Fd*^{2}, *Fv*^{2}). Wir sehen also aus der Lage der betreffenden Löcher wie auch aus dem Verlaufe der bezüglichen Aeste, dass zwischen dem N. v^2 und N. d^1 nothwendig noch vor dem Becken eine Kreuzung stattfinden muss (vergl. Fig. 3 *Fv*^{1}, *Fv*^{2}, *Fd*^{1} *Fd*^{2}).

Die beiden durch die am Ilium vorhandenen Canäle tretenden Nerven (der erste und der zweite dorsale Nerv) (Fig. 21 u. 22 d^1 u. d^2) verlaufen nach ihrem Austritte nach unten (ventral) und hinten, verbinden sich am Gelenkfortsatze des Beckens zu einem kurzen Stämmchen (vergl. Fig. 22), welches auf die dorsale Fläche der Flosse tritt. Der N. d^2 gibt noch vor seiner Verbindung mit dem N. d^1 zwei feine Zweige ab, von welchen der eine (*Z Ir*) sich im M. Ilio-radialis auflöst; der andere (*Z Ob*) zum vorderen Winkel der Flosse (Randradius) verläuft und hier in der tiefen Muskulatur (*Sdp*) sich verliert. Das aus der Vereinigung der Nn. d^1 u. d^2 entstandene Stämmchen begibt sich unter die portio tertia (s. Fig. 21) und zerfällt sogleich in eine Anzahl feiner Zweige, welche sich theilweise zwischen die Bündel der tiefen Schicht einsenken, theilweise aber in den hier (am vorderen Flossentheile) vorhandenen Strata der oberflächlichen dorsalen Schicht sich auflösen.

Die beiden aus den ventralen Löchern kommenden Aeste (Fig. 16 u. 17 v^1 u. v^2) sind die beiden ersten ventralen Zweige. Sie verlaufen nach hinten und aussen, verbinden sich aber nicht mit einander (vergl. Fig. 17). Der N. v^2 gibt bald nach seinem Austritt einen nach hinten und median gerichteten Zweig zu der oberflächlichen ventralen Schicht ab (Fig. 16 u. 17 *Zob*), worauf er am Gelenkfortsatze des Beckens quer über den N. v^1 sich zum vorderen Rande der Flosse begibt (Randradius) und hier in den basio-radialen Fasern der tiefen Schicht sich auflöst. Der N. v^1 gibt während sei-

Digitized by Google

nes Verlaufes auf der Beckenplatte keine Zweige ab, erst auf der ventralen Fläche der Flosse etwas weiter nach hinten als der N. v^2 löst er sich in der oberflächlichen Schicht, theilweise in den basio-radialen Fasern der tiefen Schicht auf.

Wir sehen aus dem Verhalten der Nerven, dass die bei den Haien vorgefundenen Verhältnisse bei Chimaera streng erhalten blieben: *Die aus dem gemeinsamen Stamm des 23. und 24. ventralen Astes hervorgehenden, noch die beiden Theilungsästchen des nach hinten gerichteten Astes des 22. R. v. in sich aufnehmenden Nerven, verlaufen, der eine auf die dorsale, der andere auf die ventrale Fläche der Flosse. Dasselbe findet nun auch an den beiden Aesten des 25. ventralen Astes statt.*

Interessant ist das Verhältniss dieser Nerven zu einander beim Vorhandensein blos zweier Nervencanäle am Beckengürtel. In diesem Falle verbindet sich der nach hinten gerichtete Ast des 22. (?) R. v. (Fig. 31) nur mit dem Stamm des nächst hinteren Nerven. Dieser und die beiden folgenden zwei hinteren Nerven theilen sich jeder in zwei Aeste, welche sich zu zwei dicken Stämmen derart vereinigen, dass jeder Nerv mit einem seiner Aeste an dem aus den beiden anderen ihm entsprechenden Aesten entstandenen Stamm participirt, wobei eine Kreuzung der zum vorderen und hinteren Loche gerichteten Aeste besteht. Diese beiden Stämme sind der erste ventrale und der erste dorsale Ast der Extremität.

Die übrigen Nerven (26—32) theilen sich wie bei den Haien am Basale in ihre beiden Zweige; ihre Zahl ist jedoch beim Weibchen um zwei gemindert, indem sie nur 8 beträgt (beim Männchen 10). Dieser Umstand hängt damit zusammen, dass die beiden hintersten Nerven 31 und 32 (Fig. 30) bei den Männchen ausschliesslich für die Muskeln der Basalanhänge bestimmt sind. Die Vertheilung der Aeste des 26.—30. Nerven incl. ist beim Männchen und Weibchen dieselbe. Jeder ventrale Ast eines Extremitätennerven zerfällt nach Abgabe seiner Aeste zu den pelvico-basalen Fasern schon auf dem Basale metapterygii in zwei Hauptzweige (Fig. 17 v^3, v^4, v^5 u. v^6), von welchen der eine für die oberflächliche Schicht bestimmt ist, der andere sich sofort in die tiefe Schicht einsenkt und innerhalb derselben sich ziemlich weit lateralwärts verfolgen lässt. Am hinteren, der oberflächlichen Schicht entbehrenden Abschnitte der Flosse theilt sich der betreffende Ast erst innerhalb der basio-radialen Schicht in seine beiden Zweige, von welchen der tiefere sich zuweilen bis zu den kleinen radialen Muskeln verfolgen liess. Sowohl der für die

Digitized by Google

oberflächliche als auch der für die tiefe Schicht bestimmte Ast geben feine Zweige ab, welche sich im Gebiete ihres Stammes auflösen.

Auf der dorsalen Fläche der Flosse ist die Vertheilung der entsprechenden Aeste die nämliche, so dass wir nicht näher auf dieselbe einzugehen brauchen. Der achte dorsale Ast (der letzte) des Weibchens, der zehnte des Männchens, versorgt mit einem feinen Zweige die portio secunda der oberflächlichen dorsalen Schicht. Die beiden letzten Nerven der Männchen endlich (Fig. 30) theilen sich ebenfalls in dorsale und ventrale Aeste. Die zwei dorsalen, bedeutend schwächer als die ventralen, verschmelzen sehr bald zu einem dünnen Stämmchen, welches über den dorsalen Rand des ersten Stückes des Basalanhanges zieht, um den Fortsatz x biegend auf die laterale Fläche gelangt und da nach hinten zum Adductor verläuft (Fig. 19 d^8 und ^{9}). Die beiden ventralen Aeste dieser Nerven verbinden sich nicht; sie verlaufen anfangs sehr nahe bei einander auf dem ventralen Rand des ersten Stückes, worauf der vordere sich sogleich in den Flexor (Fig. 16 v^8) einsenkt, während der hintere nach hinten umbiegend eine Strecke weit auf der ventralen Fläche des Abductor verläuft, in welchem er sich vollständig auflöst (Fig. 16 v^9).

Die makroskopische Untersuchung der peripherischen Verzweigungen der dorsalen und ventralen Aeste der bezüglichen Nerven ist bei Chimaera wegen ihrer grossen Feinheit und Durchsichtigkeit ganz besonders schwierig, weshalb ich mich in meiner Darstellung auf das mit Sicherheit Erkannte beschränkt habe. Unzweifelhaft ist es, dass hier zwischen den Aesten keine Anastomosen vorkommen, wie sie bei Haien in Form von Längsstämmen bekannt geworden sind. Die Abwesenheit dieses bei keinem untersuchten Haie fehlenden Befundes wird hier durch die, zwischen den ventralen Aesten der Spinalnerven vorhandenen Verbindungen erklärt, welche die Anastomosen der Nerven innerhalb der Extremität selbst ersetzen. In dieser Ansenbildung bei Chimaera ist aber eine Annäherung an die Plexusbildung der höheren Vertebraten zu sehen, ein niederer Zustand derselben, der als eine intermediäre Form zwischen jenen beiden gelten kann.

Digitized by Google

III. Ganoidei chondrostei.

§ 1. Skelet der hinteren Gliedmasse.

Die Knorpelganoiden bieten im Skelete der hinteren Gliedmasse nur verhältnissmässig wenige, im Bereiche enger Grenzen erscheinende Differenzen. Der Hauptunterschied von den Haien und von Chimaera besteht darin, dass die beiderseitigen Gliedmassen der festeren medianen Verbindung entbehren. Sie rücken meistens (mit Ausnahme von Scaphirhynchus) ziemlich weit lateralwärts von einander[1]), wobei die mehr oder weniger voluminöse Fettschicht, welche hier die ventrale Medianlinie einnimmt, continuirlich zwischen den beiden Gliedmassen sich bis zur Afteröffnung erstreckt. Letztere ist hier etwas weiter von den Bauchflossen entfernt als bei den Haien und bei Chimaera.

Die allen untersuchten Gattungen zukommende Grundform wird durch eine knorplige an ihrem lateralen Rande mit Radien besetzte Platte repräsentirt. Diese ist von dreieckiger Form[2]) und lässt einen vorderen, lateralen und hinteren resp. medialen Rand unterscheiden. Am vorderen medialen Winkel (vergl. Fig. 5) läuft sie in einem medialwärts gerichteten verschieden breiten Fortsatz aus (*Pm*), welcher zuweilen mit einem knopfartigen ventralwärts ragenden Höcker versehen ist (vergl. Fig. 5 *K*). Der vordere laterale Winkel ist ebenfalls mit einem Fortsatze ausgestattet, welcher, anfangs nach vorn und dorsalwärts gerichtet, bald nach hinten und aussen umbiegt und in den ventralen Seitenmuskeln eingebettet frei ausläuft (vergl. Fig. 6 *Pd*). Ausserdem besitzt die Platte, wenigstens bei allen untersuchten Gattungen an ihrem hinteren Abschnitte eine mehr oder weniger den ansitzenden Radien entsprechende Gliederung in einzelne Segmente (vergl. Fig. 5, 7 u. 9). Am vorderen medialen Winkel, meistens schon an der Basis des medialen Fortsatzes, fin-

---

[1]) Diesen Umstand erwähnt schon MECKEL. »Sie besitzen,« sagt er von den Stören, »einen kleinen, dreieckigen, mit der Spitze nach vorn gerichteten Hüfttheil, der von dem der andern Seite fast um die ganze Breite der unteren Körperfläche völlig getrennt ist.« Syst. d. vergl. Anat. Zweiter Theil 1. Abth. pag. 305.

[2]) Diese dreieckige Form der Platte erwähnt auch DUMÉRIL. »Elles sont (Nageoires paires postérieures) suspendues à deux pièces cartilagineuses peu considérables, de forme triangulaire, qui méritent à peine le nom de ceinture pelvienne etc. Hist. nat. des poiss. Bd. II. pag. 29.

Digitized by Google

det sich constant ein feines diese Platte in dorso-ventraler Richtung durchsetzendes Löchelchen (Fig. 5, 7 u. 8 *F*). Zuweilen ist es doppelt.

Die Radien sind der Zahl nach bedeutend reducirt. Es sind ziemlich kurze, breite Knorpelstückchen, welche in der Regel mit kleinen, rundlichen, lateralwärts zugespitzten Endstückchen auslaufen (vgl. die oben genannten Figuren). Am vorderen und hinteren Abschnitte der Flosse bestehen hiervon abweichende Verhältnisse, indem das vorderste in der Reihe der Radien gelegene Stück (1) viel breiter ist, sich aber lateralwärts zuspitzt und nur selten ein kleines Endstückchen trägt. Am hinteren Radius treffen wir zuweilen eine Gliederung in einzelne Folgestücke, von welchen eines, an seinem vorderen Rande meistens noch ein kleines, zuweilen mit dem letzten Radius mehr oder weniger verschmolzenes ebenfalls mit einem Endstückchen versehenes Stäbchen trägt (Fig. 5). Dieser allgemeinen Orientirung lasse ich die Beschreibung der speciellen Vorfunde folgen, denen ich die von Acipenser sturio voranschicke, weil sie in mancher Beziehung als Ausgangspunkt gelten können.

Die Platte *P* (Fig. 5) ist verhältnissmässig schmal und dick. Sie stellt ein fast rechtwinkliges Dreieck dar, dessen Hypothenuse durch den medialen, hier vielmehr hinteren Rand gebildet wird. Im Ganzen zeigt die Platte eine leichte ventralwärts ragende Wölbung und enthält nahe am vorderen Rande, etwa in der Mitte der Länge desselben, ein feines Nervencanälchen (*F*). Der Fortsatz *Pm* geht ganz allmälig von der Platte ab und endigt in einen knopfartigen Höcker. Der vordere Rand zeigt eine leichte nach vorn concave Krümmung, verdickt sich lateralwärts und geht continuirlich in den Fortsatz *Pd* über. Dieser ist hier ziemlich platt (Fig. 6) in der Mitte eingeschnürt, so dass er terminal verbreitert erscheint. Anfangs dorsalwärts gerichtet wendet er sich nach hinten und aussen, so dass man an ihm eine ventrale und dorsale Fläche und einen lateralen und medialen Rand unterscheiden kann. Der Radien tragende laterale Rand der Platte *P* zeigt fünf Ausschnitte, welche nach hinten zu auf lateralen Vorsprüngen angebracht sind. An jenen sind Radien angefügt. Die Vorsprünge sind mehr oder weniger durch seichte Einschnitte von einander getrennt, welche namentlich zwischen dem vierten und fünften Radius, auch weiterhin auf die eigentliche Platte sich verfolgen lassen (Fig. 5). Der hintere Winkel der Platte ist abgestumpft und bietet eine nach hinten gerichtete Fläche für ein kleines trapezoides Knorpelstück (Fig. 5 *a*). Dieses

Digitized by Google

trägt an seinem lateralen Rande den sechsten Radius; am hinteren dagegen ein längliches Stäbchen, dessen lateralem Ende der siebente und letzte Radius angefügt ist (*b*).

Die Radien nehmen nach hinten allmälig an Länge und Breite zu. Der erste Radius sitzt an einer viel breiteren Articulationsfläche der Platte und ist nur ein kurzes zugespitztes Stäbchen (Fig. 5, 1) ohne Endglied. Der sechste Radius weicht auch von den übrigen Radien ab. Anfangs schmal, nimmt er lateralwärts an Breite zu und trägt zwei Endglieder, ein grösseres wie gewöhnlich seinem lateralen Ende angefügt und ein kleineres, weiter medianwärts am vorderen Rande des Radius. Hier scheinen zwei Radien mit einander verschmolzen zu sein.

Dem Stör reiht sich Acipenser ruthenus an (Fig. 7), bei welchem manche Befunde ein ursprünglicheres, andere ein weiter differenzirtes Verhalten darbieten. Die Platte *P* ist verbreitert, und ihr hinterer Abschnitt gliedert sich in einzelne, den Radien entsprechende Segmente (Fig. 7 *I—V*). Letztere sind am deutlichsten an ihren lateralen Enden von einander geschieden, während sie medianwärts inniger mit einander verbunden sind, bis schliesslich am hinteren resp. medialen Rande diese Gliederung fehlt. Sie ist hier nur vermittels leichter Ausbuchtungen und seichter, ihrer Lage nach den einzelnen Gliedstücken entsprechenden Einschnitte des erwähnten Randes angedeutet. Am vollständigsten ist die Trennung zwischen dem ersten Segmente und dem an ihm gelegenen homogenen Theile der Platte *P*. Der mediale Fortsatz *Pm* ist hier dünner und etwas ventralwärts gekrümmt, endigt indessen wie beim Stör mit einem knopfförmigen Höcker. Das beim Stör vorgefundene Foramen persistirt an derselben Stelle. Der Fortsatz *Pd* zeigt die Eigenthümlichkeit, dass er, im Uebrigen wie beim Stör beschaffen, an seinem Ende noch ein kleines ihm mittelst Bindegewebe angefügtes Knorpelstückchen trägt. Ich habe dasselbe an zwei Exemplaren jederseits gefunden, weshalb dieses Stück eine grössere Wichtigkeit gewinnt[1]). Was die Radien betrifft, so sind deren 8 vorhanden, in einer vom Stör etwas abweichenden Gestalt. Die mittleren fünf stehen etwas von einander ab, sind nach vorn schwach convex und in der Mitte etwas schlanker, so dass hier Zwischenräume bestehen. Die

[1]) Sehr auffallend ist ein ähnliches Verhalten am dorsalen Abschnitte des Schultergürtels bei Acanthias vulgaris, bei welchem nach GEGENBAUR das obere Ende ein besonderes Knorpelstück ist, welches durch Bandmasse mit dem Hauptstück sich verbindet. Unters. Heft II. pag. 77.

Digitized by Google

lateralen Enden sind verdickt. Bemerkenswerth ist das Verhalten des ersten Radius, für welchen am vorderen Ende des lateralen Randes der Platte zwei deutliche Articulationsflächen bestehen. Ihnen entsprechend zeigt dieses Stück selbst zwei durch eine seichte Furche getrennte Wölbungen und erscheint so aus zwei distalwärts verschmolzenen Radien entstanden, wie es denn auch nur ein kleines Endglied trägt. Die beiden letzten Radien (8 u. 9) werden dagegen durch eine einzige (die letzte) Articulationsfläche der Platte getragen und stehen in gewissem Sinne zu einander im umgekehrten Verhältniss: während der vorletzte den grössten Theil der Articulationsfläche für sich in Anspruch nimmt, beschränkt sich der letzte (9.) nur auf einen minimalen Theil derselben, aber lateralwärts nimmt der letzte Radius allmälig an Dicke und Breite zu und trägt an seinem Ende ein grosses breites Endglied, indess der vorletzte dünner wird und ein sehr kleines Endglied trägt. Beide Radien sind nur mittelst Bindegewebe fest an einander geheftet[1]).

---

[1]) Hierher reiht sich nach der Beschreibung THACHER's (op. cit. pag. 23 Taf. I Fig. 1) auch A. brevirostris an, welcher in der Zahl der Radien genau mit A. sturio übereinstimmt, während die weiter vor sich gegangene Gliederung des hinteren Abschnittes der Platte sich mehr dem A. ruthenus anschliesst. Der vierte Radius sitzt an einem, vom vorderen Theile der Platte gesonderten Stab. An diesen grenzt nach hinten ein breiteres, von demselben ebenfalls gesondertes Stück, welches an den drei lateralwärts gerichteten Articulationsflächen den 5. und 6. Radius und das kleine den letzten doppelten (7. u. 8.) Radius tragende Knorpelstück trägt. Aus einer andern Figur (op. cit. Taf. I Fig. 2) derselben Species, welche eine schematische Combination der Fig. 1 mit einer früher gegebenen Abbildung (Trans. Conn. Acad., Vol. III pl. LIX Fig. 64) darstellt (Partially ideal figure of the same [A. brevirostris], obtained by combining previous figure 64 etc. .....), sehen wir, dass der 3.—6. Radius an gesonderten Segmenten sitzen, der 8. Radius noch vermittelst eines kurzen Stäbchens.

Nach demselben Autor soll bei A. brev. ausser dem einen, gewöhnlich vorkommenden Loche noch ein zweites (eigentlich ein Canal) vorhanden sein, welcher von der dorsalen Fläche der Platte, etwas lateralwärts vom ersten Loche beginnt und weiter lateralwärts, in der Substanz des Knorpels, dem vorderen Rande des ersten Segmentes parallel, zum lateralen Rande derselben verläuft, wo er zwischen dem zweiten und dritten Radius ausmünden soll. Uns war diese Species der Acipenserinen nicht zugänglich, weshalb wir auch diesen eigenthümlichen Befund nicht controliren können. Wenn dieser Canal (Tunnel) ein Nervencanal ist, was wir aus der Beschreibung von THACHER nicht erfahren, so wäre dieses jedenfalls ein sehr sonderbarer Fall. Diese Löcher, geschweige denn ein Canal, sind sehr schwer erkennbar und nur vermöge der sorgfältigen Präparation des durch das Loch tretenden Nerven sind sie auf makroskopischem Wege mit vollkommener Sicherheit nachzuweisen. Der Grund,

Digitized by Google

Von den beiden betrachteten Arten der Acipenserinen reiht sich dem Stör Scaphirhynchus, dem Sterlet Polyodon an. Was zunächst Scaphirhynchus (cataphractus) angeht (Fig. 8), so treffen wir die Platte *P* bedeutend reducirt, was mit einer Zunahme des medialen Fortsatzes (*Pm*) verbunden ist, der hier verhältnissmässig breit und lang erscheint. Er erstreckt sich ohne an Breite abzunehmen bis zur Medianlinie, wo er mit dem gleichnamigen der andern Seite locker durch Bindegewebe verbunden ist. Der linke Fortsatz überlagert[1]) dabei das mediale Ende des rechten. Der hintere Rand des Fortsatzes geht continuirlich in den medialen Rand der Platte über, so dass beide zusammen einen nach hinten resp. medianwärts concaven Bogen bilden. Der vordere Rand ist am medialen Ende des Fortsatzes nach vorn convex, weiterhin im Bereiche der Platte bietet er hingegen eine leichte concave Krümmung, worauf er ganz allmälig in den Fortsatz *Pd* übergeht. Während dieser bei den beiden betrachteten Formen der Acipenserinen vom vorderen Rande der Platte ausging, sehen wir ihn hier vom lateralen Rande entspringen, wobei sein hinterer Rand continuirlich in den durch die erste (vorderste) Articulationsfläche gebildeten Ausschnitt übergeht. Ausserdem bietet noch die Krümmung dieses Fortsatzes anstatt wie beim Stör und Sterlet eine ventrale und dorsale Fläche vielmehr eine mediale und laterale dar. In Folge dieser Anordnung der Flächen wird der anfangs vordere Rand des Fortsatzes zum dorsalen, der hintere zum ventralen. Im Ganzen erscheint er etwas kürzer als bei den Andern und ist auch an seinem Ende zugespitzt. Am Grunde des medialen Fortsatzes befindet sich ebenfalls ein feiner Nervencanal (*F*).

Am hinteren Winkel der Platte besteht nur die schwache Andeutung einer Gliederung. Sie gibt sich in einer kleinen Furche kund, welche zwischen der vierten und fünften Articulationsfläche beginnt und nach

---

weshalb THACHER die bei Scaphirhynchus und Polyodon sich findenden Löcher übersehen, wird wohl darin zu suchen sein, dass er die eben erwähnten Nerven unberücksichtigt gelassen hat. Die Schwierigkeit des Auffindens dieser Löcher findet hier noch in viel höherem Maasse statt als bei den Selachiern, von welchen schon GEGENBAUR bei Gelegenheit der Untersuchung derselben am Schultergürtel sagt: »Diese Mündungen der Canäle sind häufig nicht leicht zu finden, und wenn man bei der Untersuchung sich nicht durch die Nervenfädchen leiten lässt, ist der genaue Nachweis der Oeffnungen zumeist nur nach sorgfältiger Entfernung des Perichondrium möglich.« Unters. II. pag. 79.

[1]) Dieser Umstand ist THACHER entgangen. Er spricht blos von einer »prolongation of the pubic part«. Trans. etc. Vol. IV. pag. 234.

Digitized by Google

vorn resp. medianwärts bis zum medialen Rande der Platte reicht (*a*). Eine andere noch kleinere Furche ist zwischen der vorletzten und letzten Articulationsfläche vorhanden, welche jedoch den medialen Rand nicht erreicht (*b*). Die Radien verhalten sich wie beim Stör, auch bezüglich ihrer Zahl. Der einzige Unterschied betrifft die beiden letzten Radien, welche, ebenso wie die übrigen, eng an einander angeschlossen sind, aber nur von einer einzigen Articulationsfläche getragen werden (6 u. 7). Sie sind auch etwas dünner als die übrigen und mit kleineren Endgliedern (auch der letzte 7. nur mit einem) versehen [1].

Viel complicirter erscheinen die Verhältnisse bei Polyodon folium (Fig. 9). Etwa die zwei hinteren Drittel der Platte sind in einzelne Segmente gesondert (I — VI), die sowohl durch ihre Form als auch durch ihre Länge sich von einander unterscheiden. Manche von ihnen laufen medianwärts spitz aus (I u. II), manche haben ein verbreitertes Ende (III u. IV), andere sogar, wie z. B. das hinterste Segment (VI), verzweigte Fortsätze. An Länge nehmen sie von vorn nach hinten all-

---

[1] Die Abbildung, welche THACHER von der hinteren Gliedmasse von Scaphirhynchus gegeben hat (l. c. Taf. II Fig. 7), ist ganz schematisch gehalten. Man kann aus dieser Figur keinen Schluss auf die Beschaffenheit des dorsal gerichteten Fortsatzes ziehen. Im Texte heisst es nur: »There is the same iliac process growing up from the pubic part, of the edge of the fin« (pag. 234). Die von uns beschriebene Furche befindet sich auf der Abbildung ebenfalls zwischen der 4. u. 5. Articulationsfläche, reicht aber nicht bis zum medialen Rande der Platte. Die kleinere Furche ist nicht vorhanden. Ein fernerer Unterschied besteht noch darin, dass die drei letzten (hintersten) Articulationsflächen auf einem lateralwärts ragenden Vorsprung der Platte sich befinden, was bei unserem Exemplare nicht der Fall war. In der Anmerkung (p. 234) macht THACHER noch darauf aufmerksam, dass der letzte (hinterste) Radius dorsal vom nächst vorderen gelegen ist und fügt hinzu, dass dieses Verhalten eine allgemeine Regel für die Elasmobranchier ist, ein Umstand, welcher von Bedeutung für die Bildung der Basalanhänge der Männchen sei. (It schould be noted that the aborad ray, 7, lies dorsad of the next ray, thus partially concealing it in the figure. This is what we find as a general rule in the ventrals of Elasmobranches, and the conformation is important in building the intromittent organs (?) of the males). In wie fern letzteres der Fall ist, ist von THACHER nicht näher auseinandergesetzt. Bei unserem Exemplare von Scaphirhynchus liegen alle Radien in einer Ebene. Dasselbe gilt auch, wie wir aus unseren eigenen Beobachtungen sowohl als aus den Untersuchungen und den denselben beigefügten Zeichnungen GEGENBAUR's wissen, für alle bekannten Selachier, so dass das von THACHER beschriebene Verhalten der beiden letzten Radien nicht nur keine allgemeine Regel ist, sondern wohl überhaupt nicht stattfindet.

Digitized by Google

mälig ab, so dass ihre medialen Enden eine Linie bilden, welche etwa dem hinteren resp. medialen Rande der Platte entsprechen würde, wenn dieselbe wie beim Stör oder Scaphirhynchus ein continuirliches Stück geblieben wäre. Der vordere Abschnitt bildet ein plattenförmiges Stück mit fünf lateralen Articulationsflächen, welche die vorderen fünf Radien tragen. Der hintere Rand liegt dem lateralen Abschnitte des ersten Segmentes dicht angeschlossen, entfernt sich aber weiter medianwärts von diesem, um am medialen Ende einen kleinen, nach hinten gerichteten, mit dem vorderen Rande des ersten Segmentes beweglich verbundenen Höcker zu bilden. Von da geht er auf den hinteren Rand des medialen Fortsatzes (*Pm*) über. Dieser ist verhältnissmässig kurz, breit und sehr dünn. Sein Ende ist ventralwärts gekrümmt und sein vorderer Rand geht nicht continuirlich in den gleichnamigen der Platte über, sondern zwischen diesem und jenem bestehen noch zwei medianwärts ragende kleine Vorsprünge. Vom lateralen vorderen Winkel der Platte geht wie bei den übrigen Knorpelganoiden ein dorsaler gekrümmter Fortsatz aus, welcher mit dem Verhalten der übrigen dorsalen Fläche des Flossenskelets beschrieben wird. Von der Grenze der Articulationsfläche des 4. und 5. Radius ist eine tiefe Furche auf die Platte fortgesetzt, welche von letzterer ein stabförmiges Stück sondert, welches dem lateralen Ende der übrigen Segmente ähnlich ist und ebenso wie diese einen Radius (den 5.) trägt. Zwei feine Nervencanälchen (ein mediales und ein laterales) sind am Grunde des medialen Fortsatzes gelegen (Fig. 9 F^1 u. F^2).

Das an den hinteren Rand der Platte grenzende erste Segment (I) ist keulenförmig. Lateral besitzt es zwei Articulationsflächen, zwischen denen eine Furche ausgeht, die ebenso weit medianwärts reicht als diejenige der Platte. Nahe am medialen Ende der Furche findet sich ein feines Nervencanälchen (F^3). Die beiden Articulationsflächen nimmt der 6. und 7. Radius ein. Das folgende Segment (II) ist kürzer, hat im Ganzen die Gestalt des ersten, dem es eng angeschlossen ist und trägt am lateralen Ende nur einen, den achten Radius[1]). Das dritte Segment ist nur lateral dem zweiten angeschmiegt, entfernt sich medianwärts weiter von diesem, wobei es etwas schlanker wird und sich terminal verdickt. Ein kleines Knorpel-

[1]) Dieses Segment ist an dem von THACHER beobachteten Exemplare noch viel kürzer und ragt keilförmig zwischen das 1. und 2. Segment, welch' letztere weiter medianwärts eng an einander geschlossen sind. (Trans. Bd. IV. Taf. I Fig. 3.)

Digitized by Google

stückchen füllt die Spitze des Winkels zwischen dem 2. u. 3. Segmente.

Ueber die überaus mannigfaltige Configuration der übrigen Segmente wird uns am besten die getreue Abbildung (Fig. 9) orientiren. Wir sehen aus ihr, dass das mediale Ende des 4. und 5. Segmentes etwas verbreitert ist, während dasjenige des 6. sogar in zwei divergirende Fortsätze ausläuft (*Z* u. *X*). An der dorsalen Fläche ist das Verhalten ein im Ganzen äusserst einfaches. Es ist schon oben erwähnt, dass der bei den drei übrigen untersuchten Knorpelganoiden bestehende dorsale Fortsatz hier ebenfalls vorhanden ist (Fig. 10); ausserdem aber besitzt jedes Segment noch einen mehr oder weniger ausgebildeten, schwach gekrümmten, dorsal nach vorn und lateralwärts ragenden Fortsatz (Fig. 10 Pa^1—Pa^9). Diese eigenthümlichen Gebilde gehen je vom vorderen Rande des lateralen Endes eines jeden Segmentes aus und sind sämmtlich, mit Ausnahme des am letzten Segmente sitzenden (Pa^9) terminal gegabelt. Nach hinten zu nehmen sie an Dicke und Länge ab, bis schliesslich der letzte Fortsatz nur ein kurzes spitz auslaufendes Stäbchen darstellt. Von der Platte *P* selbst geht nicht, wie man es erwarten könnte, nur ein einziger Fortsatz aus und zwar von dem von der Platte gesonderten den 5. Radius tragenden Stücke, sondern zwei, indem noch eine kleine, zwischen der 3. und 4. Articulationsfläche beginnende Furche besteht, von deren hinterem Rande ein 2. Fortsatz entspringt, welcher also in der Reihe der übrigen »accessorischen« Fortsätze der erste ist (Pa^1). Wir sehen somit, dass wir es an der Platte selbst mit zwei unvollkommen gesonderten Segmenten zu thun haben, welche eben durch die beschriebenen Fortsätze ihre Gleichwerthigkeit mit den übrigen Segmenten erkennen lassen.

Sehr bezeichnend ist der Umstand, dass die Richtung des Fortsatzes *Pd* eine von jener der übrigen, »accessorischen« Fortsätze ganz verschiedene ist. Er ist bedeutend kürzer und schmäler als bei den Acipenserinen und bei Scaphirhynchus und bildet an seiner Basis einen kleinen lateralwärts gerichteten Vorsprung. Während also die accessorischen Fortsätze nach vorn gerichtet sind, schlägt der Fortsatz *Pd* die Richtung nach hinten und lateralwärts ein. Daher kommt es, dass der Fortsatz *Pd* an der Spitze mit dem ersten accessorischen Fortsatz zusammenstösst und mit diesem sogar durch Bindegewebe verbunden ist[1].

[1]) Bezüglich der Richtung dieser accessorischen Fortsätze erfahren wir bei

Digitized by Google

Die Beurtheilung dieser Verhältnisse wie auch unsere Deutung der hinteren Gliedmasse der Knorpelganoiden folgt nach der Betrachtung der hierher gehörigen Muskeln und Nerven.

---

§ 2. Muskeln der hinteren Gliedmasse.

Auch an der Muskulatur des vorhin beschriebenen Skeletes finden sich manche Eigenthümlichkeiten. Wir haben schon darauf hingewiesen, dass die ventrale Medianlinie von einer mehr oder weniger voluminösen Fettschicht eingenommen wird, welche also die beiderseitigen ventralen Seitenmuskeln von einander trennt. Diese Fettschicht ist am meisten bei den Stören entwickelt, weniger bei Polyodon, während sie bei Scaphirhynchus um vieles schwächer ist und sogar an der hinteren Gliedmasse durch die zusammenstossenden medialen Fortsätze der beiderseitigen Platten *P* unterbrochen wird (s. Fig. 25 *Pex*). Ebenso wie bei den Haien und bei Chimaera treffen wir die beiderseitigen ventralen Seitenmuskeln von aussen und innen von Aponeurosen umhüllt, welche aber hier in der Medianlinie kein Septum mehr bilden, sondern zu einem derben das Peritoneum überziehenden von der genannten Fettschicht überlagerten Bande verwachsen (*Pex*) [1].

Der Ansatz der Seitenmuskeln an die Gliedmasse weicht von dem der Haie etwas ab und schliesst sich mehr an die Befunde bei

---

THACHER nichts weiter, als dass sie eben eine dorsale ist. Ebenso wenig erwähnt derselbe ihre gabelförmige Spaltung. In Folge dessen unterscheidet er den Fortsatz *Pd* von den übrigen, accessorischen, Fortsätzen gar nicht. Vom ersteren sagt er: »Ones rises at the point marked *a*« (vorderer lateraler Winkel der Platte) und von den accessorischen fügt er gleich hinzu: »and others from the plate *bd* (*P*) at points which would have been the orad sides of the distal ends of the proximal segments (Segmente) 2, 3, 4 and 5 had the proximal segments (zum Unterschiede von den Radien, welche also »distale Segmente« sind) of those rays not united more or less completely to forme the large plate *bd*«. Aus der angeführten Stelle sehen wir, dass bei dem von THACHER beobachteten Exemplare von Polyodon an der Platte *P* ausser dem Fortsatz *Pd* noch 4 (accessorische) Fortsätze vorhanden waren, welche also den 2.—5. Articulationsflächen derselben entsprechen. Ferner ist aus der Darstellung ersichtlich, dass an der Platte *P* keine weitere Gliederung als die von uns beschriebene vorhanden war, wie es ja auch aus der betreffenden Figur (Op. s. cit. Taf. I Fig. 3) folgt. Somit hätte die Platte *P* hier mehr accessorische Fortsätze als gesonderte Stücke.

[1] Sie ist in allen Figuren weggenommen.

Digitized by Google

Chimaera an. Sie setzen sich an den vorderen Rand des medialen Fortsatzes und der Platte *P* fest. Weiterhin geht ihr Ansatz jedoch auch auf den Fortsatz *Pd* über, dessen dorsale Fläche er bei A. sturio und ruthenus, dessen dorsalen Rand und mediale Fläche er bei Polyodon und Scaphirhynchus einnimmt.

Durch die bei Polyodon vorhandenen accessorischen Fortsätze wird der Ansatz der Seitenmuskeln complicirter. Diese Fortsätze, welche, wie THACHER ganz richtig bemerkt, zwischen den einzelnen Bündeln der tiefen dorsalen Schicht der Gliedmasse hervorragen, stehen in Berührung mit der Aussenfläche der Seitenmuskeln, wobei einzelne von den letzteren gelöste Fasern an die gegabelten Spitzen dieser Fortsätze sich festheften. Von Interesse ist das Zahlenverhältniss dieser Fortsätze zu den längs der Ausdehnung der Flosse vorhandenen Myocommata. Stünden jene Fortsätze sammt den ihnen zu Grunde liegenden Segmenten irgendwie mit metameren Bildungen im Zusammenhang, so liesse es sich erwarten, dass sie an Zahl mit den im Bereiche der Gliedmasse vorhandenen Myocommata übereinstimmen. Dieses findet aber nicht statt. Die Enden der Fortsätze (vergl. Fig. 10) sind am vorderen Theile der Flosse viel mehr an einander gerückt als am hinteren. In Folge dessen kommt auch dem vordersten Myocomma eine viel grössere Zahl derselben zu als den weiter hinten gelegenen. Im Ganzen sind im Bereiche der Gliedmasse fünf Myocommata vorhanden, auf welche die neun accessorischen Fortsätze vertheilt sind, und zwar so, dass den zwei vorderen die vier ersten Fortsätze zukommen, während die übrigen fünf auf die drei hinteren vertheilt sind. Die vier vorderen Fortsätze bieten mit dem Fortsatze *Pd* zugleich die Hauptansatzstellen für die Seitenmuskeln, während weiter nach hinten die von letzteren sich ablösenden Fasern immer spärlicher werden, bis schliesslich der am letzten Segmente sitzende Fortsatz von den Ansätzen der Muskeln vollkommen frei erscheint. Aus diesem Umstande erklärt sich auch vielleicht die Kürze des Fortsatzes und das den anderen gegenüber einfache Verhalten. Diejenigen Ansätze der Seitenmuskeln, welche nicht am Skelete, sondern an den die Muskeln der Gliedmasse überziehenden Aponeurosen stattfinden, werden wir sogleich bei der speciellen Betrachtung dieser Muskeln berücksichtigen.

Im Vergleich zu den Haien und zu Chimaera hat die Muskulatur der ventralen Fläche der Knorpelganoiden einen sehr einfachen Bau; ein paar Worte genügen zur Charakterisirung. Bei A. ruthenus und sturio ist die ganze Platte *P* bis zur Spitze des me-

Digitized by Google

dialen Fortsatzes, dessen knopfförmige Vorragung von Muskelursprüngen frei bleibt, von einer dicken Muskelmasse eingenommen (siehe Fig. 23 *Sv*), welche anfangs compact ist, und erst lateralwärts in eine Anzahl vollkommen von einander gesonderter Bündel zerfällt, die, der Zahl der Radien entsprechen. In ihrem medialen homogenen Theile besitzt diese Muskelmasse eine derbe sehnige Oberfläche (Fig. 23 *ap*), welche zugleich einigen sich von den Seitenmuskeln ablösenden Fasern als Ansatzstelle dient. In diese Aponeurose gehen Fasern sowohl von den vor als auch hinter der Gliedmasse gelegenen Seitenmuskeln ein und zwar nur diejenigen des medialen, der Fettschicht zugekehrten Randes. In beiden Fällen lösen sie sich von dem der Gliedmasse am nächsten gelegenen Myocomma ab.

Das übrige Verhalten der ventralen Muskeln ist sehr einfach. Die vom medialen Fortsatz und dem hinteren resp. medialen Rande der Platte entspringenden Fasern sind die oberflächlichen, während die weiter lateralwärts entspringenden successive tiefere Schichten bilden, so dass endlich die vom lateralen Rande kommenden das tiefste Stratum darstellen. Bemerkenswerth ist der Umstand, dass der hintere mehr oder weniger gegliederte Theil der Platte sich in Bezug auf die Muskelursprünge ebenso verhält wie der vordere ungegliederte. Allerdings ist die vom hinteren Abschnitte entspringende Muskelmasse schon viel früher in einzelne discrete Bündel gesondert, was aber in keinem Zusammenhang mit der Gliederung der Platte steht, denn dasselbe findet ganz in der nämlichen Weise sowohl bei A. ruthenus und sturio als auch bei Scaphirhynchus statt, also bei Formen, welche in Bezug auf die Gliederung des hinteren Abschnittes sehr verschieden sind.

Die einzelnen in der beschriebenen Weise zusammengesetzten Bündel verlaufen nun auf die Radien und lassen hier ein den Befunden bei Haien ähnliches Verhalten erkennen. Ihre mittleren Schichten werden im Bereiche des lateralen Theiles der Radien sehnig und bieten hier den tiefen wie den oberflächlichen Fasern Ansatzstellen. Sämmtliche in dieser Weise zusammengesetzte Bündel verlaufen wie bei den Haien über die Radien hinweg, ohne, wie es bei Chimaera der Fall war, kleine von den Radien entspringende Muskeln zu empfangen. Allmälig wird das Bündel sehnig und setzt sich an die umgebogenen Enden der hier bereits knöchernen Strahlen des secundären Flossenskeletes. Aehnlich verhält sich die ventrale Muskulatur bei Scaphirhynchus (Fig. 25), nur mit dem Unterschiede, dass vom Ursprung an eine scharfe Sonderung in einzelne

Digitized by Google

Bündel besteht. Die vorderen sind feiner als die hinteren und zahlreicher als die hier befindlichen Radien. Auch erstreckt sich der Ursprung der Muskeln nicht auf die ganze Fläche des ventralen Fortsatzes, sondern lässt eine Strecke desselben (medial) frei, welche hinten und vorn theilweise von den Ansätzen der Seitenmuskeln eingenommen wird.

Bei Polyodon (Fig. 26) sind durch die eigenthümliche Entfaltung des Skelets manche Verschiedenheiten entstanden. Die Haupteigenthümlichkeit beteht darin, dass der Ursprung der ventralen Muskeln sich nicht ausschliesslich auf Theile des Skeletes beschränkt. Während wir aus der gegebenen Figur des Skelets (Fig. 9) ersahen, dass eine die medialen Enden der Segmente verbindende Linie nach hinten und lateralwärts ziehen würde, sehen wir die Ursprungslinie der Muskulatur von der Spitze des Fortsatzes *Pm* in gerader Richtung von vorn nach hinten sich erstrecken. Diese Linie geht dann weiter in den medialen der Fettmasse zugekehrten Rand der Seitenmuskeln über. Die Enden einiger Segmente ragen etwas über die beschriebene Ursprungslinie vor, so namentlich die Spitze des ersten und vierten Segmentes (I u. IV). Die weitere Zergliederung zeigt, dass überall da, wo zwischen den medialen Enden der Segmente ein Zwischenraum vorhanden ist, und weiter hinten, wo diese Segmente nicht mehr bis zur besprochenen Ursprungslinie der Muskeln reichen, die letzteren von der äusseren an diesen Stellen sogar etwas verdickten Aponeurose entspringen. Es setzen sich auch an dieselbe einige von dem unmittelbar hinter der Gliedmasse gelegenen Myocomma sich ablösende Fasern fest. Sonst ist aber sowohl die ganze ventrale Fläche der Platte *P* als auch die der Segmente von Muskelursprüngen eingenommen, welche nur das umgebogene Ende des Fortsatzes *Pm*, die über die Ursprungslinie ragenden Enden der Segmente und den hinteren Rand des nach hinten und medianwärts gerichteten Fortsatzes des letzten Segmentes (IV) frei lassen. Wie bei den Acipenserinen stellt die ventrale Muskulatur anfangs eine compacte Masse dar, welche sich später in eine den Radien entsprechende Anzahl von Bündeln sondert. Einige Muskelfasern scheinen hier jedoch auch an den Radien zu entspringen, lassen sich aber nicht scharf wie bei Chimaera von den übrigen Bündeln sondern.

Ebenso einfach gestaltet sich die dorsale Muskulatur. Sie ist in ihrer Zusammensetzung den Befunden bei den Haien sehr ähnlich. Die oberflächliche (Fig. 24 *Sed*) von der äusseren Aponeurose

Digitized by Google

entspringende Schicht ist aus verhältnissmässig kurzen und breiten, vom Ursprung an (wie bei Galeus) gesonderten Bündeln zusammengesetzt, welche sich weiter lateralwärts mit den sehnigen Oberflächen der tiefen Schicht und zwar, wie bei den Haien, am hinteren Abschnitte weiter lateralwärts als am vorderen verbinden. Die Bündel dieser Schicht sind bei A. sturio und Scaphirhynchus dicht an einander gedrängt, während sie bei Polyodon schon lockerer angeordnet sind und bei A. ruthenus am hinteren Theile (Fig. 24) sogar ziemlich weit auseinander rücken, so dass man durch die Zwischenräume hindurch die tiefe Schicht verlaufen sieht (*Spd*). Letztere besteht aus einer dicht gedrängten Masse, welche von der dorsalen Fläche der Platte in ihrem ganzen Umfange entspringt (A. ruthenus, A. sturio und Scaphirhynchus) und erst im Bereiche der Radien in einzelne nicht scharf gesonderte Abschnitte zerfällt. Zwischen diesen Abschnitten kommen bei Polyodon die accessorischen Fortsätze zum Vorschein. Am vorderen Theile der Flosse ist die Sonderung dieser Schicht noch weniger deutlich ausgesprochen, wie dieses mehr oder weniger an der oberflächlichen dorsalen Schicht stattfindet. Bei Polyodon sind auf der dorsalen Fläche ebenfalls kleine von den Radien entspringende Muskelbündel entwickelt. Im Uebrigen verhält sich seine tiefe dorsale Schicht wie diejenige der drei übrigen untersuchten Formen und unterscheidet sich von der tiefen Schicht der ventralen Fläche dieses Thieres durch ihren ausschliesslichen Ursprung an Skelettheilen. Ausserdem empfängt sie noch einige Fasern von den Basen der accessorischen Fortsätze.

§ 3. Von den Nerven der hinteren Gliedmasse.

Unsere Untersuchung der Nerven beschränkt sich bei den Knorpelganoiden fast nur auf A. ruthenus, von welchem zwei ganz frische Exemplare uns zu Gebote standen, und auf Scaphirhynchus. Hingegen konnten A. sturio und Polyodon nur mangelhaft untersucht werden. Da aber das bezügliche Verhalten der Nerven bei den zwei erstgenannten Gattungen hinlänglich genau verfolgt ward, war daraus ein Einblick in das hier waltende Typische zu gewinnen.

Bekanntlich bestehen bei den Stören hinsichtlich der Zusammensetzung der Spinalnerven manche Besonderheiten. Für die genaue Homologisirung ist jedenfalls der Umstand von Wichtigkeit, dass,

Digitized by Google

nach der Angabe von STANNIUS, die Elemente zweier der Reihe nach auf einander folgenden Wurzeln einen Nervenstamm zusammensetzen können. Ferner ist die Ganglienbildung der dorsalen Aeste eigenthümlich [1]). Für unsere Zwecke genügt es, die Untersuchung auf die zur Extremität in Beziehung stehenden ventralen Aeste zu beschränken.

Der erste direct zur Extremität verlaufende R. ventralis ist bei A. ruthenus (Fig. 32) in der Reihe der übrigen ventralen Aeste der 28. Bevor er zur Extremität tritt, theilt er sich in zwei Aeste, von welchen der hintere sogleich auf die dorsale Fläche der Gliedmasse verläuft (d^1), der vordere sich aber erst mit einem Längsstamm verbindet, welcher aus den Anastomosen mehrerer vor dem 28. ventralen Aste gelegenen Nerven entsteht und so einen Sammelnerv vorstellt. Dieser Längsstamm (c) begibt sich, nachdem er feine Zweige der dorsalen Fläche abgegeben, durch den Nervencanal der Platte P zur ventralen Fläche der Gliedmasse. Das nähere Verhalten dieses Collector, welchen wir bei den Haien so grossen Schwankungen unterworfen sahen, war hier von besonderem Interesse. Nach genauer Untersuchung der vor der Gliedmasse gelegenen Nerven ergab sich eine nicht unwesentliche Abweichung von den Befunden bei Haien.

Während der Längsstamm bei letzteren sich als solcher bis zu dem nach hinten gerichteten Aste des vordersten, in ihn also nur theilweise eingehenden Nerven, verfolgen liess und weiter nach vorn keine Verbindungen zwischen den ventralen Aesten mehr stattfinden, hört er hier viel früher auf als die Anastomosen der ventralen Aeste. So reicht er bei A. ruthenus (Fig. 32) nur bis zum 25. ventralen Aste, während die Anastomosen sich bis zum 19. verfolgen lassen. Weiter nach vorn habe ich letztere nicht mehr auffinden können. Es besteht auch eine auffallende Verschiedenheit in der Richtung des Verlaufes zwischen den vor dem 19. R. v. gelegenen Nerven und denjenigen welche sich hinter demselben befinden. Während der 19. R. v. in seinem peripheren Theile wesentlich nach hinten gerichtet ist, beschreibt der 18. einen nach hinten convexen Bogen, um sich dann sogleich nach vorn zu wenden. Die Anastomosen zwischen dem 19. bis 25. Nerven sind mannigfaltiger Art (vergl. Fig. 32). Wir treffen zuweilen einfache Quercommissuren (wie z. B. zwischen dem 21. und 22. zwischen dem 23. und 24. Rr. vv.). Oft sind es nach hinten und vorn gerichtete Zweige zweier benachbarten Rr. vv.,

[1]) STANNIUS. Das periph. Nervens. der Fische etc. pag. 119—121.

Digitized by Google

welche sich unter einander verbinden und ein Aestchen zu den Bauchmuskeln senden (zwischen dem 20.—21., 22.—23. ventralen Aesten). Von einem solchen nach hinten gerichteten Aestchen des 24. R. v. entspringt nun auch unser Collector, welcher successive den Stamm des 25. und 26. Nerven in sich aufnimmt. Der 27. R. v. theilt sich schon vorher in zwei Aeste, welche aber beide in den Collector eingehen. Mehrere feine Zweige, welche auch bei den Haien nicht fehlten, gehen hier medianwärts vom Collector ab und verbreiten sich, die vorderen drei (*Z*) in den Bauchmuskeln, der hinterste (*Zob*) aber, wie es scheint, schon in dem vorderen Theile der ventralen Muskeln der Gliedmasse. In der Verzweigungsart der übrigen direct zur Extremität verlaufenden Nerven kehrt das Typische der Haie und Chimaera wieder. Jeder der Nerven, deren Gesammtzahl bei den Ganoiden eine bedeutend geringere ist als bei den Selachiern und zwischen welchen, wie bei den Haien, sonst keine Ansenbildung vorkommt, besitzt einen dorsalen und ventralen Ast, welche aus einer, hier nicht unmittelbar an der Gliedmasse stattfindenden Theilung des Stammes entstehen (vergleiche Fig. 32). Meistens theilen sich diese feineren Aestchen schon vorher in einzelne Zweige, welche auf der für sie bestimmten Flossenfläche angelangt, sich sowohl untereinander als auch mit den Aesten der benachbarten hinteren Nerven auf die verschiedenste Weise verbinden. Das aus der Theilung des Längsstamms entstandene, aus dem Loche kommende Fädchen (*v'*) schlägt sogleich einen nach hinten und lateralwärts gerichteten Verlauf ein und anastomosirt mit den Aesten des 29. R. v.

Die feinen Ausläufer dieser mannigfaltigen Anastomosen lösen sich in der bezüglichen sie bedeckenden Muskulatur auf. Die Verbindung der dorsalen Zweige dieser Nerven bietet nichts Eigenthümliches.

Die bei A. sturio den Collector zusammensetzenden Rr. vv. (7 an der Zahl) sind, mit einigen Ausnahmen, schon vorher in mehrere, selten nur zwei Aeste gespalten (s. Fig. 33), welche, je näher der Extremität, um so vollständiger in den Collector eingehen. Weiter vorn senken sich jedoch mehrere von diesen Aestchen gleich nach ihrer Abzweigung in die Seitenmuskeln. Zuweilen verbinden sich Zweige zweier benachbarten Nerven (22 und 23) zu einem feinen Stämmchen, welches ebenfalls zum Collector verläuft. Die feinen vom Collector abgehenden Aestchen entspringen oft zu mehreren zugleich von ganglienartigen Anschwellungen desselben. Deren finde ich am hinteren Abschnitte

Digitized by Google

des Collectors zwei (*a* u. *b*). Von der vorderen gehen drei ansehnliche Aeste zu den Seitenmuskeln, von den hinteren nur zwei, welche wie bei A. ruthenus sich in den ventralen Muskeln der Gliedmasse aufzulösen scheinen (*Zvb*). Der erste direct zur Extremität verlaufende R. v. sendet das für die ventrale Flossenfläche bestimmte Fädchen ebenfalls zum Collector.

Die Zahl der übrigen Nerven kann ich nicht genau bestimmen. Eine vielleicht nicht unwesentliche Abweichung scheint in der Verzweigungsweise dieser Nerven in der Gliedmasse stattzufinden. Während bei A. ruthenus der eigentliche Stamm des Collectors durch ein Loch tritt, entsendet er hier nur ein verhältnissmässig dünnes Fädchen in dasselbe und begibt sich auf die dorsale Fläche der Flosse. Die übrigen dorsalen und ventralen Aeste der Nerven scheinen grössere Stämme zu bilden, welche am hinteren resp. medialen und vorderen Rande der Gliedmasse verlaufen und feine Zweige der Muskulatur senden.

In Bezug auf die Nervenvertheilung schliesst sich Scaphirhynchus dem Stör an. Der Längsstamm entsteht aus einem nach hinten gerichteten Aste des 20. R. v. und nimmt die Stämme der fünf folgenden hinteren Nerven successive in sich auf, welche also vollständig ohne vorherige Theilung in ihn eingehen. Nach vorn erstrecken sich die Anastomosen bis zum 17. Nerven und verhalten sich ähnlich wie bei A. ruthenus. Der eigentliche Collectorstamm verläuft zur dorsalen Flossenfläche, gibt aber vorher einen Ast in das betreffende Loch der Platte *P*. Von den direct zur Gliedmasse verlaufenden Rr. vv. habe ich nur zwei auffinden können, welche sich ebenfalls in dorsale und ventrale Aeste theilen. Ihre Anastomosen verhalten sich wie diejenigen des Sterlet. Was schliesslich Polyodon angeht, so treten hier insofern Complicationen auf als mehrere ventrale Aeste der Extremitätennerven durch besondere Canäle zu der bezüglichen Flossenfläche gelangen. Am vorderen Theil der Platte nehmen zwei Nerven diesen Weg; ein dritter läuft durch das Loch des ersten Segmentes. Im Uebrigen anastomosiren sie auch hier unter einander ohne Bildung von Längsstämmen. Die vor der Gliedmasse sich findenden ventralen Aeste wurden bei Polyodon nicht untersucht.

Wir hätten somit bei den Ganoidei chondrostei im Wesentlichen die bei den Haien vorgefundenen Einrichtungen. *Ebenso wie bei den letzteren besteht hier ein Längsstamm, welcher weiter nach vorn sich in Form von Anastomosen auf eine Anzahl ventraler Aeste erstreckt. Jeder direct zur Extremität verlaufende Nerv theilt*

Digitized by Google

sich auch hier in die beiden bekannten Aeste. Ihre Anzahl ist aber eine viel geringere als bei den Haien. Die Verbindungen der Nerven unter sich finden hier auch in der Extremität selbst statt, sind aber unregelmässige Anastomosen.

Dieser Darstellung des Baues der hinteren Gliedmasse der Knorpelganoiden lassen wir die Beurtheilung des bezüglichen Skeletes folgen.

Die Vergleichung der vier untersuchten Ganoiden lässt eine Reihe von Formen wahrnehmen, welche mit den Befunden bei Scaphirhynchus beginnt und in Polyodon den höchsten Grad der Differenzirung erreicht. Diese besteht in einer von hinten nach vorn schreitenden Gliederung des hinteren Abschnittes der Platte *P*, während die Radien selbst wie auch der mediale und dorsale Fortsatz geringern Veränderungen unterliegen. Diese Differenzirungen sind für die Hintergliedmasse der Knorpelganoiden charakteristisch und von den Befunden bei Haien und Chimaera so abweichend, dass wir beim ersten Blick in Zweifel sind, ob wir hier überhaupt alle, die Gliedmassen der Selachier constituirenden Theile, also das Becken, ein Pro- und Metapterygium zu suchen haben oder, ob es blos Theile des Skeletes der Haie sind, welche sich auf die Knorpelganoiden vererbten?

Die Beantwortung dieser Frage wird zunächst gefördert, wenn wir versuchen einen jener Abschnitte bei den Knorpelganoiden nachzuweisen. Suchen wir nach dem ventralen Beckentheil der Haie und Chimaera, so finden wir denselben durch die Platte *P* mit ihrem medialen und dorsalen Fortsatze repräsentirt. Dafür spricht zunächst der in derselben vorhandene Nervencanal, sowie der Durchtritt des ersten ventralen aus dem Collector entstandenen Nerven; ferner die Ansätze der Seitenmuskeln sowie der Ursprung der ventralen Muskeln der Gliedmasse selbst; endlich, was von besonderer Wichtigkeit ist, die bei Scaphirhynchus noch bestehende mediale Verbindung.

Was den letzteren Punkt betrifft, so haben wir das Auseinanderweichen der beiderseitigen Gliedmassen bei den drei übrigen untersuchten Formen uns im Zusammenhang mit der in der Medianlinie sich mächtig entwickelnden Fettmasse vorzustellen, welche auf indirectem Wege (indem sie die beiderseitigen ventralen Muskeln von einander trennte) auch das Auseinanderweichen der Gliedmassen bewirkt hat. Auch hierin bietet Scaphirhynchus eine Uebergangsstufe, indem die genannte Fettschicht bei ihm um vieles schmächtiger ist, so dass die beiderseitigen ventralen

Digitized by Google

Seitenmuskeln, welche weiter vorn durch die erwähnte Fettschicht getrennt sind, sich an der hinteren Gliedmasse einander nähern und an der Verbindungsstelle der beiden medialen Fortsätze sogar noch zusammenstossen, um sich in der ganzen Länge des vorderen Randes derselben bis zur Spitze festzuheften. Indem wir in der Platte *P* das Becken der Haie und in dem medialen Fortsatze derselben nichts als ihr sehr verschmälertes mediales Ende erkannt haben, bietet die Beurtheilung des dorsalen Fortsatzes keine Schwierigkeiten. Er entspricht sowohl dem mehr oder weniger ausgebildeten, frei auslaufenden Vorsprung des lateralen Beckenrandes der Haie (vergl. Fig. 2 *J*), als auch dem Ilium der Chimaera. Diese Auffassung wird nicht nur durch die analoge Stellung, sondern vorzüglich durch die Ansätze der Seitenmuskeln begründet. Bei Scaphirhynchus geht jener Fortsatz, wie bei den Haien, noch vom vorderen Theile des lateralen Randes des Beckens aus, während derselbe bei den drei übrigen Formen auf den vorderen Rand übergegangen ist. Seine eigenthümliche Krümmung ist durch die Insertion der Seitenmuskeln entstanden, welche zur Gewinnung einer grösseren Ansatzfläche sich auf die ursprüngliche ventrale, nunmehr dorsale Fläche desselben erstreckten. Dieser Umstand findet seine Erklärung darin, dass die Seitenmuskeln, welche sich bei den Haien an die ganze dorsale Fläche der Beckenplatte festsetzen, hier wie bei Chimaera nur auf den vorderen Rand angewiesen sind, in Folge dessen sie auch zur Fixirung der Gliedmasse einer grösseren Ansatzfläche bedurften, welche sie auch am Ilium fanden. Das Ilium bei Polyodon ist wohl deshalb weniger ausgebildet, weil hier die accessorischen von den Segmenten ausgehenden Fortsätze ja theilweise die Verbindung mit den Seitenmuskeln vermitteln.

Eine grössere Schwierigkeit tritt uns entgegen, wenn wir nach einem sich mit dem Becken verbindenden, dem Basale metapterygii der Selachier homologen Theile suchen, indem wir nur am hinteren Abschnitte des Beckens von A. sturio eine Anordnung finden, welche auf ein solches bezogen werden könnte. Indessen steht auch dieser Fall so vereinzelt da, dass wir uns hüten müssen, ihm eine grössere Wichtigkeit zuzuschreiben, namentlich nachdem wir wissen, dass das Metapterygium einer der ältesten Theile sowohl des Beckens als des Schultergürtels ist. Wir müssen vielmehr versuchen diesen Befund in Einklang zu bringen mit den Verhältnissen bei den drei übrigen untersuchten Ganoiden, mit welchen A. sturio ja alles Uebrige gemeinsam hat, um dann von hier aus ihn zu beurtheilen. Wir finden aber weder bei A. ruthenus

Digitized by Google

noch bei Scaphirhynchus und Polyodon Theile der Gliedmasse, welche auf irgend eine Weise auf ein Basale bezogen werden könnten, es seien denn die gegliederten Segmente der Platte. Man müsste aber, wollte man diese Vergleichung durchführen, annehmen, dass das Basale mit dem Becken verschmolzen gewesen sei und sich erst später in einzelne Segmente gegliedert habe. Diese Auffassung erscheint aber im höchsten Grade künstlich und kann auch durch Thatsachen widerlegt werden. Zuerst spricht dagegen der Mangel einer irgendwie nachweisbaren Spur von einer solchen Verschmelzung (wenngleich eine Verschmelzung postulirt werden muss, da der hintere resp. mediale Rand des Beckens beim Sterlet und das ganze Becken bei Scaphirhynchus ein einziges Knorpelstück ist), zweitens wird jene Auffassung und zwar endgültig widerlegt durch die Befunde bei Polyodon, aus welchen hervorgeht, dass die von hinten nach vorn schreitende Gliederung des hinteren Abschnittes den unzweifelhaft als Becken erkannten Theil der Platte ergreift.

Vor Allem wichtig erscheint hier wiederum Scaphirhynchus. Sein ursprüngliches Verhalten zeigt sich nicht nur darin, dass seine beiderseitigen Gliedmassen noch eine mediane Verbindung besitzen, sondern auch in dem Mangel einer Segmentirung, welche blos durch zwei seichte Furchen angedeutet ist. Beim Stör fanden wir diese Gliederung schon weiter vorgeschritten, indem die zwei letzten Radien an gesonderten Knorpelstückchen sitzen. Beim A. ruthenus treffen wir schon fünf Segmente, welche aber hier noch sehr unvollkommen von einander geschieden sind. Endlich ist bei Polyodon die Segmentirung so weit gegangen, dass der homogene Abschnitt der Platte auf ein Minimum reducirt ist und selbst hier noch Andeutungen einer weiter nach vorn schreitenden Gliederung enthält. Diese Andeutungen bestehen einmal in der unvollkommenen Abgliederung des den fünften Radius tragenden Segmentes und dem Vorhandensein eines accessorischen Fortsatzes an dem letzteren; zweitens in dem Bestehen eines solchen zweiten nun von der Platte selbst entspringenden Fortsatzes. Dieses Vorhandensein zweier accessorischen Fortsätze an der Platte zugleich mit den für dieselbe charakteristischen Nervencanälen beweist, dass das Becken selbst hier noch im Begriff ist in einzelne Stücke zu zerfallen. Dass die übrigen Segmente ebenfalls Abgliederungen des Beckens sind, begründet der im ersten doppelten Segmente vorhandene Nervencanal.

Wenn nicht daran zu zweifeln ist, dass die bei Polyodon vorhandenen, Canäle tragenden vorderen Stücke zusammen, und zwar

Digitized by Google

zu einem Beckenstücke gehören, so ist damit auch eine am Becken entstandene Gliederung anerkannt. Dass die Segmente des hinteren Theiles des Beckenstückes aus dem gleichen Vorgang entstanden sind, ist eine dann kaum mehr zurückzuweisende Annahme.

Was den Anstoss zu dieser Segmentation gegeben, müssen wir unentschieden lassen, dürfen jedoch die Vermuthung aussprechen, dass sie vielleicht durch die mächtige Entfaltung des Beckens (welches zugleich beträchtlich dünner wird) eingeleitet und durch die Wirkung der den Radien zugetheilten Muskeln ausgeführt wird.

Die dorsalen Fortsätze von Polyodon (mit Ausnahme des Fortsatzes *Pd*) fassen wir demnach als accessorische Bildungen auf, deren Bestimmung ist, die gesonderten Segmente an die Seitenmuskeln zu fixiren, deshalb wirft gerade ihr Vorhandensein bei Polyodon ein Licht auf ihren morphologischen Werth.

Wir sehen also, dass das Basale metapterygii der Haie und Chimaera bei den untersuchten Ganoiden vorläufig nicht nachzuweisen ist. Man könnte zwar annehmen, dass dieser Theil der Gliedmasse durch den letzten Radius repräsentirt sei. Erwägen wir aber den Umstand, dass das Basale selbst eine secundäre Bildung ist, indem es aus einem am primitiven Bogen sitzenden Radius entsteht[1]), so erweist sich jene Annahme als vollkommen überflüssig. Die Knorpelganoiden würden also bezüglich des Skeletes ihrer hinteren Gliedmasse eine Gruppe vorstellen, welche sich sehr frühe in einer anderen Richtung hin als die Selachier von den Urformen der Gnathostomen abgezweigt hat. Das Basale metapterygii ist bei ihnen nicht zur Entwicklung gelangt. Was die Radien betrifft, so haben wir über dieselben nichts weiter hinzuzufügen, als dass sie den direct am Becken der Selachier sitzenden homolog sind.

Sowohl durch das Fehlen des Metapterygium als auch durch das Auseinanderweichen der Seitenmuskeln, welche die Bildung eines Mittelseptum verhindert, werden selbstverständlich die septo- und pelvico-basalen, sowie auch die basio-radialen Muskeln der Haie und Chimaera hier nicht vorhanden sein können. Dagegen persistirt die am Propterygium der Haie sich vorfindende Schicht, welche hier zugleich mit der Verbreiterung des Beckens selbst eine mächtige Entfaltung gewonnen hat. Sie war allerdings bei den Haien lateral nicht wie hier in einzelne discrete Bündel gespalten, was aber damit

---

[1]) Siehe GEGENBAUR. Grundriss der vergl. Anat. 2. Aufl. Leipzig 1878. pag. 497, ferner: Zur Morphologie der Gliedm. Morph. Jahrb. Bd. II.

Digitized by Google

in Zusammenhang zu bringen ist, dass bei den Haien ja auch die Radien hier Concrescenzen erlitten haben. Am vorderen Abschnitte der Flosse, wo auch bei den untersuchten Ganoiden Concrescenzen vorkommen, ist diese Sonderung nicht so deutlich ausgeprägt als am hinteren Abschnitte, wo die Radien, mit Ausnahme der beiden letzten, vollkommen von einander getrennt sind. Der Umstand, dass bei Polyodon Fasern dieser Schicht zwischen den Segmenten von der inneren Aponeurose entspringen, ist von einem bei dieser Gattung erworbenen Zustand abzuleiten.

Von der oberflächlichen dorsalen Schicht brauchen wir nichts weiter hinzuzufügen: sie entspricht der gleichnamigen der Haie. Hingegen bietet die tiefe dorsale Schicht einige Schwierigkeiten, indem sie sich nicht unmittelbar von der entsprechenden der Haie ableiten lässt. Wir sehen, dass bei den letzteren es nur die strahlig divergirende Muskelmasse war (Fig. 15 *Mr*), welche vom Becken ihren Ursprung nahm. Hier dagegen entspringt die ganze tiefe Schicht von demselben. Ein fernerer wichtiger Unterschied besteht noch darin, dass die strahlig divergirende Muskelmasse der Haie nicht bis zu den Hornfäden reicht, sich auch nicht mit der oberflächlichen dorsalen Schicht verbindet. Beides findet aber bei den Knorpelganoiden statt. Es müssen hier Umbildungen vor sich gegangen sein, die vielleicht mit dem Ansatze der Seitenmuskeln, welche bei den Knorpelganoiden die ganze dorsale Fläche des Beckens dem Ursprung der tiefen Schicht überlassen, zusammenhängen.

Schliesslich wenden wir uns zu einer bisher noch unberücksichtigten sich aber an die gefundenen Thatsachen eng anschliessenden Frage, nämlich zu jener der Abstammung und Wanderung der hinteren Gliedmasse. Wir hatten es bisher mit Formen zu thun, welche innerhalb der Reihe der Wirbelthiere die tiefsten Stufen einnehmen. Dieses betrifft namentlich die Haie, deren systematische Stellung definitiv durch GEGENBAUR festgestellt worden ist[1]). Von um so grösserem Interesse ist es zu erfahren, wie sich gerade die Selachier, speciell die Haie, zu der Hypothese GEGENBAUR's verhalten, nach welcher beide Gliedmassen von den Kiemenbogen abzuleiten sind. Dieser Hypothese gemäss wären die beiden Gliedmassen ursprünglich in einer Reihe mit den Kiemenbogen und zwar unmittelbar hinter denselben gelegen.

---

[1]) Siehe GEGENBAUR. Untersuch. 3. Heft. pag. 10 u. Grundriss der vergl. Anat. Zweite Aufl. pag. 431 Anmerk.

Digitized by Google

Ein solches primitives Verhalten ist innerhalb der ganzen Wirbelthierreihe nicht vorhanden. Wenn es da irgendwo bestände, und so die bestimmte Lücke ausfüllte, so bedürfte es keiner besonderen Forschung, es wäre keine Frage gegeben, welche die Wissenschaft zu beantworten hat. Wo das Becken unmittelbar sich an den Brustgürtel anschliesst, wie bei den Pisces thoracici, ist dieses Verhalten ein secundäres[1]). Gerade bei den Haien jedoch sehen wir das Becken weit nach hinten verlegt. Wie verhält sich nun diese Thatsache zu jener Hypothese?

Innerhalb der höheren Wirbelthiere treffen wir eine Lageveränderung des Beckens derart, dass sie im Grossen und Ganzen betrachtet als eine Wanderung nach vorn gelten kann. Wir sehen diesen Vorgang sogar unter den Knochenfischen aufs deutlichste bei den sog. Pisces thoracici und jugulares ausgeprägt[1]). Innerhalb der Amphibien, bei welchen die Wanderung des Beckens nach vorn mit einer entsprechenden Reduction der Leibeshöhle sich zu vollziehen beginnt, sehen wir eine ganze Reihe von Uebergangsstufen von den niedersten Perennibranchiaten zu den Salamandrinen und Anuren[2]).

---

[1]) Die Annahme einer Wanderung des Beckens bei den Knochenfischen nach vorn, hatte schon LINNÉ, der zuerst sämmtliche Fische in abdominales, thoracici und jugulares schied. Sie ist seitdem, soviel mir bekannt, allgemein gültig geblieben. Seitdem aber die Homodynamie der beiden Gliedmassen mit den Kiemenbogen aufgestellt wurde, bedarf diese Annahme einer neuen anatomischen Stütze, denn man könnte ja auch das Aneinandersein der beiden Gliedmassen vorn, als ein primitives Stadium auffassen, welches bei den Urformen der Gnathostomen jedenfalls vorauszusetzen ist. Unzweifelhafte Thatsachen sprechen aber dafür, dass ursprünglich alle Teleostier (wie unter den jetzt lebenden z. B. die Physostomen) Pisces abdominales gewesen sind. Diese Thatsachen werden zunächst durch die Pisces jugulares geliefert, bei welchen die hintere Gliedmasse weiter vorn liegt als die vordere. Ihre Wanderung nach vorn wird auch durch die sie versorgenden Nerven bestätigt, welche von CUVIER und VALENCIENNES untersucht wurden: »Dans les poissons appelés jugulaires, où les ventrales sont attachés plus avant que les pectorales les nerfs (sie innervirenden Nerven) se recourbent en dessons pour aller trouver sous la gorge les parties auxquelles ils sont destinés; mais ils partent des même paires. Siehe CUVIER et VAL. op. cit. Bd. I pag. 445. Ferner ist noch der Umstand überzeugend, dass der nach hinten gerichtete Ast des vierten R. v. welch' letzterer sonst sich meistens ganz in der hinteren Gliedmasse auflöst, sich bei Lophius piscatorius in den Bauchmuskeln verzweigt, während die Hintergliedmasse vom 5. und 6. R. v. versorgt wird. Siehe STANNIUS: Das periph. Nervensystem. pag. 125.

[2]) Vergl. die Wirbelzahlen, die Claus in seinen Beiträgen zur vergl. Osteologie der Vertebraten gegeben hat. Sitzungsberichte d. k. Akad. der Wissen-

Digitized by Google

Bei den Säugethieren endlich ist die Wanderung des Beckens nach vorn auf eine glänzende Weise für die Primaten und die Ontogenie des Menschen von E. ROSENBERG nachgewiesen [1]).

Aus diesen Erscheinungen geht hervor, dass das Becken selbst noch in höheren Abtheilungen Veränderungen seiner Lage erleidet, dass also eine Wanderung desselben im Allgemeinen nicht zu den absolut neuen und fremdartigen Dingen gehört. Wenn das Becken als ursprünglich weit hinten liegend erkannt ist, so erhebt sich die Frage, wie es dahin kam, die Frage ferner, ob nicht noch ein ursprünglicherer Zustand jenem anderen voranging.

Würden wir bei den Haien im Stande sein, die Wanderung des Beckens nach hinten nachzuweisen, so wird dadurch die Hypothese GEGENBAUR's eine nicht geringe Stütze erhalten. Gerade bei den niederen der Urform der Gnathostomen am nächsten stehenden Wirbelthieren wäre eine solche zu erwarten. Welches sind nun aber die Stützpunkte, die uns zu diesem Nachweis führen könnten? Aus einer Aufzählung der Myocommata erhielten wir nur einen Aufschluss über die geringere oder grössere Entfernung des Beckens vom Schultergürtel, aber daraus wäre kein Schluss bezüglich der Richtung der Wanderung abzuleiten. Auch das Aufzählen der vor dem Becken gelegenen ventralen Aeste der Spinalnerven würde uns in dieser Beziehung nicht weiter führen. Wir haben also nach Spuren jener hypothetischen Wanderung zu suchen, welche Spuren zugleich die

---

schaften Bd. LXXIV 1. Abtheil. Dec. Jahrg. 1876. Ferner auch HYRTL: »Cryptobranchus japonicus«. Schediasma anatomicum Vindob. 1865 und WIEDERSHEIM. Salamandrina perspicillata und Geotriton fuscus etc. Genua 1878. CLAUS ist entschieden im Irrthum, wenn er bei den Perennibranchiaten die Wanderung des Beckens nach hinten annimmt, welche Wanderung schliesslich zu solchen Formen führen soll, wie Siren, bei welcher die hintere Gliedmasse gar nicht vorhanden ist. Die Richtung der Wanderung des Beckens kann innerhalb einer Thierclasse nur auf zweifachem Wege endgültig festgestellt werden. Entweder ist es der Nachweis der Wanderung desselben während der ontogenetischen Entwicklung wie bei ROSENBERG, also mittels embryologischer Untersuchungen, oder es ist der Nachweis derselben innerhalb der phylogenetischen Reihe dieser Thierclasse. Im letzteren Falle erweist sich aber das Nervensystem als das einzige bis jetzt bekannte Kriterium, aus welchem man mit Sicherheit auf die Bewegung des Beckens, sei es nach vorn oder nach hinten schliessen kann.

[1]) Ueber die Entwicklung der Wirbelsäule und des Carpi centrale des Menschen. Morph. Jahrb. Bd. I Heft 1.

Digitized by Google

Richtung andeuten. Solche Spuren können in den vor dem Becken gelegenen Aesten der Spinalnerven gesehen werden.

Die in der Metamerenreihe des Körpers weit nach vorn gelegenen Nerven lassen ursprüngliche Beziehungen zur hinteren Gliedmasse noch vermittels der bei einigen Gattungen der Haie und der untersuchten Ganoiden erhaltenen Längsstämme, sowie der bei letzteren vorkommenden Anastomosen und in dem so auffallend nach hinten gerichteten Verlaufe dieser Nerven bei Chimaera erkennen. Dass wir in der Deutung dieser Befunde des Nervensystems nicht irre gehen, beweist die durch zahlreiche Beispiele zu illustrirende Erscheinung, dass die Nerven ungeachtet der Lageveränderung eines Organs ihre Beziehungen zu demselben erhalten. Wir erinnern nur an den N. vagus dessen Beziehungen zum Herzen und zum Verdauungscanal trotz der allmäligen Entfernung dieser Organe vom Kopfe erhalten bleiben und diesen Nerven sogar zu einem Längsstamme umbilden. Sehr auffallend ist auch das Verhalten des N. accessorius Willisii, dessen Beziehungen zum Schultergürtel, ungeachtet seiner Wanderung nach hinten fortbestehen. Noch andere instructive Beispiele dieser Art sind neuerdings von G. Ruge in seinen Untersuchungen »zur vergleichenden Anatomie der tiefen Muskeln in der Fusssohle«[1]) geliefert worden. Derselbe zeigte, dass die Nerven den Lageveränderungen der Muskeln folgen. Am prägnantesten ist dieser Vorgang am M. Extensor dig. V. »Je nachdem der Ext. brev. dig. V,« heisst es auf pag. 634, »mit seinem Ursprunge herabrückte, was bei den platyrrhinen Affen in so hohem Grade der Fall war, rückt auch der betreffende Nerv dem Muskel nach.«

Diese Beispiele, welche man beliebig vermehren könnte, genügen, um unsere Deutung der gefundenen Verhältnisse der Extremitätennerven der Haie, Knorpelganoiden und Chimaera zu rechtfertigen.

Wir sehen also in den Längsstämmen der Haie und Ganoiden, sowohl in den bei letzteren vorkommenden Anastomosen der vor diesen Längsstämmen sich findenden Nerven rudimentäre, im Verschwinden begriffene Bildungen, und haben diejenigen Formen, welche im Besitz eines längeren Collectors sind, oder bei welchen die Anastomosen sich auf eine grössere Anzahl der ventralen Aeste ausdehnen (Acanthias, Galeus,

[1]) Morphol. Jahrb. Supplement zu Bd. IV.

Digitized by Google

Heptanchus, A. ruthenus) als ältere, diejenigen, bei welchen weder Anastomosen, noch die Bildung eines Sammelnerven vorkommt, als verhältnissmässig jüngere zu beurtheilen (Scyllium, Carcharias, Chimaera).

Wie die rudimentären Organe überhaupt, so sind auch diese Längsstämme namentlich bei den Haien, grossen Varietäten unterworfen [1]).

Was endlich Chimaera betrifft, so ist es sowohl der auffallend nach hinten gerichtete Verlauf der vorderen Extremitätennerven, als auch die Zusammensetzung des ersten direct zur Extremität verlaufenden Nerven aus den Elementen mehrerer ventralen Aeste, welche als Zeugnisse für eine ursprünglich weiter vorn befindliche Lage des Beckens verwerthet werden können. Die gegenwärtige Lage erscheint demnach gleichfalls als das Resultat einer Veränderung von vorn nach hinten. Nicht unwahrscheinlich ist, dass der auffallend nach hinten gerichtete Verlauf der vordersten Nerven zugleich ein Grund ist, weshalb bei Chimaera nicht eine grössere Anzahl ventraler Aeste sich mit dem ersten Extremitätennerven verbindet.

Auf welche Weise die Reduction des Längsstammes der Haie von den Befunden bei Acanthias bis zu denjenigen von Scyllium und Carcharias vor sich gegangen ist, kann man sich leicht vorstellen, nämlich durch den allmäligen Abfall der vorderen ventralen Aeste, deren jeder die Bahn eines vom Collector abgehenden Aestchens einschlägt. Bemerkenswerth sind gerade für diese Frage, die vor dem Längsstamme befindlichen Anastomosen bei den Knorpelganoiden (A. sturio und A. ruthenus). Nimmt man an, dass der Collector sich weiter nach vorn, als es bei den jetzt lebenden Gattungen der Fall (eine Annahme, welche mit der grössten Wahrscheinlichkeit vorauszusetzen ist), erstreckt hat, so kann man in dem Verhalten der erwähnten Nerven zu

---

[1]) Bemerkenswerth ist der Umstand, dass die erwähnten in den unpaaren Flossen vorkommenden Längsstämme blos auf dieselben beschränkt zu sein scheinen, was ja auch sehr verständlich ist, weil an den unpaaren Flossen keine Wanderung stattfindet. Es können allerdings auch hier vor oder hinter der Rückenflosse Queranastomosen der bezüglichen Nerven vorkommen, welche aber dann als Rudimente aufgefasst werden müssen, die jedenfalls ohne Beziehung zu der vom ursprünglichen Saum erhaltenen Flosse stehen, ich meine, dass das Vorkommen solcher rudimentären Queranastomosen, welche vielleicht jetzt noch sporadisch auftreten, sogar wahrscheinlich ist. Dafür spricht das Vorkommen der s. g. »Ossa interspinalia«, welche häufig ohne entsprechende Flossenstrahlen beobachtet werden. (Siehe STANNIUS: Handb. d. Anat. der Wirbelth. 2. Aufl. Berlin 1854. 1. Buch pag. 97.)

Digitized by Google

einander die allmälige Auflösung dieses Längsstammes von hinten nach vorn erblicken, indem nämlich die einzelnen ventralen Aeste successive von demselben sich ablösen und nur noch durch feine Verbindungszweige ihre ursprünglichen Beziehungen erkennen lassen. Dieses Verhalten ist auf das deutlichste beim Sterlet ausgeprägt, bei welchem die weiter vorn gelegenen Nerven immer weniger zur Bildung des Sammelnerven beitragen, bis schliesslich nur noch einfache Anastomosen zwischen ihnen vorkommen, welche wiederum weiter nach vorn immer feiner werden, um schliesslich ganz zu verschwinden.

Viel schwieriger vorstellbar ist die Umwandlung der ursprünglich hinter der Gliedmasse gelegenen Nerven, zumal jede Anastomosenbildung zwischen den ersteren fehlt. Wir wollen nicht näher auf diese Frage eingehen, deren Beantwortung nur von entwicklungsgeschichtlichen Untersuchungen erwartet werden kann[1]).

Zum Schlusse ist noch ein Blick auf eine neue, zuerst von THACHER[2]) und unabhängig von ihm von MIVART[3]) aufgestellte Ansicht von der Entstehung der paarigen Gliedmassen der Wirbelthiere zu werfen. Beide Autoren sind zu dieser Theorie durch eine Vergleichung der paarigen Flossen mit den unpaarigen der Elasmobranchier gekommen. Die äussere Aehnlichkeit der Skeletgebilde, sowie der in beiden Kategorien der Gliedmassen in so hohem Grade sich äussernde Vorgang der Concrescenz der Radien, brachte beide Autoren auf die Vermuthung, dass die paarigen Gliedmassen den unpaaren homodynam seien und ganz auf dieselbe Weise wie die letzteren entstünden. »The paired and median fins,« sagt MIVART auf p. 481, »are of similar origin and nature.« Die Entstehungsweise der Gliedmassen hängt aber nach beiden Autoren in keiner Weise mit dem

---

[1]) Sei es uns erlaubt die Hypothese FÜRBRINGER's als einen Gesichtspunkt vorzuführen, von welchem aus künftige Forschungen auf diesem Gebiet vorläufig vorzunehmen sind. Sie nimmt nämlich, auf der nun wohl allgemeinen Auffassung des Muskels als Nervenendorgan basirt, »eine metamerische Umbildung der Nerven und der von ihnen versorgten Haut- und Muskeltheile durch Neubildung ohne Ueberwanderung« an. Diese Hypothese (imitatorische Homodynamie, Parhomologie) wird ohne Zweifel auch bei den Haien ihre Geltung finden. Siehe FÜRBRINGER. Zur vergleich. Anatomie der Schultermuskeln. III. Theil. Morph. Jahrb. Bd. I Heft 4. pag. 680—687.

[2]) Median and paired fins, a contribution tho the History of vertebrate Limbs. Transact. of the Connecticut Academy. Vol. III 1877.

[3]) Notes on the Fins of Elasmobranchs, with considerations on the Nature and Homologues of vertebrate Limbs. Trans. of the Zool. Society. Vol. X. part X. 1879.

Digitized by Google

axialen Skelete zusammen, sondern vollzieht sich unabhängig von demselben als Product der Differenzirungen, welche in den continuirlichen Bauch-, Rücken- und Seitenfalten vor sich gehen. Wie die Rücken- und Bauchfalte an vielen Stellen obliteriren und nur in Gestalt der unpaaren Flossen erhalten bleiben, so sind auch die paarigen Gliedmassen als Ueberbleibsel der Seitenfalten aufzufassen. Bei den Urformen der Gnathostomen bestehen die paarigen wie die unpaarigen Gliedmassen aus einer continuirlichen Reihe parallel gegliederter knorpeliger Radien, welche vorn und median verschmelzen und so das Propterygium, Becken und Metapterygium hervorgehen lassen. Der nämliche Vorgang findet auch am Schultergürtel statt. Durch allmäliges Wachsthum der Radien medianwärts entsteht die Verbindung der ventralen Abschnitte der beiden Gürtel. Durch ein ähnliches Wachsthum dorsalwärts entstehen sowohl die Scapula als auch das Ilium.

»As the dorsal and anal fins,« sagt THACHER op. cit. pag. 103, pag. 298, »were specializations of the median folds of Amphioxus (?!), so the paired fins were specializations of the two lateral folds which are supplementary to the median in completing the circuit of the body. These lateral folds, then, are the homologues of the Wolffian ridges, in embryos of higher forms. Here, as in the median fins, there were formed chondroid and finally cartilaginous rods. These became at least twice segmented. The orad ones, with more or less concrescence proximally, were prolonged inwards. The cartilages spreading met in the middle line, and a later extention of the cartilages dorsad completed the limb girdle.«

Das Anliegen an die Wirbelsäule der Skelettheile der ersten Rückenflossen bei Squatina angelus und der beiden Rückenflossen bei Pristiophorus japonicus wird als etwas secundäres aufgefasst (MIVART).

Hiernach wird es verständlich, weshalb THACHER und MIVART in der hinteren Gliedmasse von Polyodon den primitiven Zustand der Gliedmasse überhaupt sehen. Die von uns beschriebenen Beckensegmente werden einfach als mediale Gliedstücke der Radien aufgefasst, welche vorn (THACHER) durch Concrescenz die Platte *P* entstehen lassen.

Dies ist in Kurzem die THACHER-MIVART'sche Theorie. Die wichtigste Instanz, welche man gegen dieselbe erheben kann, besteht in der von uns, vermöge der Befunde des Nervensystems (welch' letztere der THACHER-MIVART'schen Ansicht nach schlechterdings un-

Digitized by Google

erklärlich bleiben) nachgewiesenen Wanderung der hinteren Gliedmasse. Sollten wirklich die paarigen Gliedmassen aus Differenzirungen der Seitenfalten entstanden sein, so müssten sie, da sie doch ursprünglich, übereinstimmend mit der Ausdehnung der Seitenfalten, in der ganzen Länge des Körpers gleichmässig entwickelt sind (wie es bei den unpaaren Flossen der Fall), in loco entstehen, wodurch jede Wanderung, namentlich bei Formen, welche die paarigen Gliedmassen noch in ihren der Urform am nächsten stehenden Entwickelungsstufen besitzen (etwa Polyodon oder einige Rochen), ausgeschlossen wird. Ferner ist nach dieser Theorie (was MIVART [op. cit. pag. 481 Anm.] auch gesteht) befremdend, weshalb z. B. bei den niedersten, mit paarigen Gliedmassen versehenen Vertebraten, keine Spuren eines dritten Paares dieser Gliedmassen zu finden sind. Wenn die Vierzahl der letzteren bei den Landbewohnern durch statische Momente motivirt ist, so ist das Fehlen jedwedes Rudimentes eines dritten Paares bei den Fischen überaus eigenthümlich. Die Entstehungsweise des eigentlichen Bogens (oder Gürtels) der Gliedmassen geht bei den beiden Autoren auf eine sehr complicirte, gekünstelte Art vor sich. Wie sollen so wichtige bei den Rochen, Knorpelganoiden und Chimaera vorhandene, und innerhalb der höheren Vertebraten so bedeutungsvolle Theile der Gliedmassen, wie es die dorsalen Abschnitte der beiden Gliedmassengürtel sind, ihre Entstehung einem plötzlichen Auswachsen der medialen verschmolzenen Radiensegmente verdanken? Wir haben vielmehr das Ilium als ein im Rudimentärwerden begriffenes Organ aufzufassen, welche Rückbildung unstreitig mit der Lageveränderung der hinteren Gliedmasse zusammenhängt.

Durch das Wandern der letzteren nach hinten hat sie manche Eigenschaften der vorderen Gliedmasse eingebüsst und ihre Function ist dadurch eine wesentlich andere geworden. Es hat überhaupt zwischen den beiden Gliedmassen eine Arbeitstheilung stattgefunden, welche zu Gunsten der vorderen ausgefallen ist, indem dieselbe die Hauptfunction beim Schwimmen, z. B. die Bewegung nach vorn, übernommen hat. Die hintere dagegen nimmt eine untergeordnete Stellung ein, was auch durch ihre geringe Grösse bekräftigt wird und dient fast ausschliesslich zur Erhaltung der wagerechten Stellung des Körpers. In Folge dessen verlor sie ganz allmälig durch den Nichtgebrauch ihren dorsalen Abschnitt, welcher aber bei Chimaera, den Rochen und Knorpelganoiden in verschiedenen Graden der Rückbildung persistirt. Dass THACHER sämmtliche accessorischen

Digitized by Google

Fortsätze von Polyodon für Homologa des Iliums hält, beruht, wie schon früher erwähnt (siehe Anm. 1 pag. 492), einfach auf einer mangelhaften Kenntniss ihres näheren Verhaltens. Ueberhaupt scheinen sowohl THACHER als namentlich MIVART die näheren Verhältnisse der hinteren Gliedmasse von Polyodon in ihrem complicirten Bau unbekannt geblieben zu sein; obwohl sie nicht nur die Gliedmassen der übrigen Fische, sondern auch diejenigen aller Wirbelthiere von jenem Zustande ableiten. THACHER erwähnt weder die für die Beurtheilung so wichtigen Nervencanäle, noch die Gabelung und Richtung der accessorischen Fortsätze. MIVART aber spricht von einer doppelten longitudinalen Reihe einfacher paralleler Radien, welche weder verdickte Enden besitzen, noch Concrescenzen erleiden. Die eigenen Worte MIVART's sind: »*But perhaps the most instructive ventral fin is that of polyodon* (Plate LXXVIII Fig. 8), *where the Skeleton of this fin remains in its, as I suppose, primitiv condition* — a double longitudinal series of simple parallel radials, without enlargement at either end or coalescence« (op. cit. pag. 465). Wir haben gesehen, dass die Gliedmasse von Polyodon nicht so einfach gestaltet ist, wie es die beiden Autoren meinen, vielmehr sehen wir, dass sie im Vergleich mit den andern Knorpelganoiden in ihren Differenzirungen und Anpassungen eine Stellung einnimmt, welche sie als Endglied eines durch Zwischenformen verknüpften Seitenzweiges beurtheilen lässt. Und von dieser so eigenthümlichen, durch so viele Complicationen modificirten Gliedmasse sollen sich so einfache Verhältnisse der Selachier und der übrigen Knorpelganoiden ableiten? Noch viel merkwürdiger ist, dass die Gliedmasse von Polyodon nicht nur als Ausgangspunkt der paarigen Gliedmassen überhaupt, sondern auch der unpaaren dient. MIVART sagt von ihr, dass sie den einfachsten Zustand einer dorsalen Flosse repräsentire (»*it is the condition of the simplest kind of dorsal fin as regards its cartilaginous supports*« (op. cit. pag. 465).

Was nun die Vergleichung der paarigen Gliedmassen mit den unpaaren anbetrifft, so ist dieselbe oberflächlich betrachtet sehr verlockend. Es gibt wohl wenig Körpertheile, welche äusserlich einander so ähnlich wären als die Radien der unpaaren und paarigen Flossen, und welche genetisch so heterogene Gebilde darstellen. Während wir in den Radien der paarigen Gliedmassen jedenfalls keine metameren Bildungen vor uns haben, sind diejenigen der

Digitized by Google

unpaaren unzweifelhaft Abgliederungen der oberen sowohl als unteren Dornfortsätze. Dass Letzteres wirklich der Fall ist, habe ich mich selbst durch Schnitte von Embryonen von Acanthias und Scyllium überzeugen können. Die knorpeligen Strahlen der dorsalen Flossen (1. und 2. Rückenflosse) stimmten nicht nur in ihrer Zahl mit den Fortsätzen genau überein (wie dieses auch an der ventralen Schwanzflosse der angewachsenen Haie stattfindet), sondern lagen mit ihren Enden unmittelbar denselben angeschlossen. Sehr bemerkenswerth ist, dass alle Radien einfache ungegliederte Stäbe darstellten. In der weiteren Entwicklung des Thieres, durch die sich mächtig entfaltenden dorsalen Seitenmuskeln entfernen sich in vielen Fällen diese Strahlen von der Wirbelsäule, unterliegen vielen Umbildungen, so namentlich Concrescenzen und lassen beim erwachsenen Thier keine Spur ihrer ursprünglichen Metamerie mehr erkennen. In Folge dessen ist es auch gar nicht befremdend, dass sie späterhin in ihrer Anzahl weder mit den Myocommata noch mit den Wirbeln übereinstimmen. Wir haben aber eine ganze Thierclasse, bei welcher diese Strahlen sowohl ihre ursprüngliche Lage als ihr primitives Verhalten überhaupt bewahrt haben — nämlich die Dipnoi. Hier sitzt jeder Strahl der (was sehr bezeichnend ist) die ganze Wirbelsäule umfassenden Rückenflosse an einem entsprechenden Dornfortsatz. Die Gesammtzahl der Dornfortsätze stimmt nach der Beschreibung HYRTL's [1]) und Bischoff's [2]), mit den unteren Bogen nicht überein. Warum THACHER gerade diesen Befund bei den Dipnoi für eine besondere Bildung hält, ist schlechterdings unverständlich. Hingegen betrachtet er die paarigen gegabelten Strahlen der Rückenflosse der Cyclostomen (Petromyzon) (also Formen, über deren Stellung man bis jetzt noch im Unklaren ist, indem man sie ebenso als rückgebildete Formen betrachten kann) als etwas primäres, der Urform der Gnathostomen näher stehendes.

Was endlich die Abstammung der paarigen Gliedmassen von den Kiemenbogen betrifft, so hat diese Theorie den grossen Vorzug, dass sie, mit allen bekannten Thatsachen in Einklang bleibend, auf eine einfache und einleuchtende Weise das ihr aufgegebene Problem löst. Ihr genetisches Verfahren lehrt uns das für uns räthselhafte Gebilde von Organen herzuleiten, welche wiederum Anknüpfungspunkte an niedere Zustände darbieten, und so weiter schreitend wird

---

[1]) Lepidosiren paradoxa op. cit. pag. 8.
[2]) Lepidosiren paradoxa. Leipzig 1840.

Digitized by Google

uns ganz allmälig der gesammte, complicirte Aufbau eines Organismus, mit allen seinen mannigfaltigen Differenzirungen verständlich. Durch die Kiemenbogen wird die paarige Gliedmasse von Bestandtheilen des Axenskelets abgeleitet. Die Entstehung des letzteren in seinem ganzen Umfange ist aber nunmehr für uns, wenigstens im Grossen und Ganzen, kein Problem mehr. Nach der THACHER-MIVART-schen Theorie sind aber sämmtliche Extremitäten Gebilde sui generis und die Entstehung ihrer Skelettheile, wenn es auch nur einfache Knorpelstäbe sind, bleibt für uns ein eben solches Problem wie es vorher die ausgebildete Gliedmasse gewesen ist. Dass aber die Theorie GEGENBAUR's noch im Entstehen begriffen ist und noch vieler embryologischer, vergleichend myologischer und neurologischer Untersuchungen bedarf, um sich unwiderlegliche Thatsachen zu Grunde zu legen, gesteht ja GEGENBAUR selbst, wenn er vorerst nur die Möglichkeit einer Ableitung der Gliedmasse von den Kiemenbogen sieht und meint, dass wir »dabei vor vielen Fragen »stehen«, für welche erst nach vergleichender Prüfung der den Gliedmassen zugehörigen Muskeln und Nerven eine sichere Beantwortung zu erwarten ist«[1]).

Wir erlauben uns indessen zu hoffen, dass wir durch das Auffinden der beschriebenen Befunde des Nervensystems bei den in dieser Arbeit behandelten Fischen, welche Befunde nur vermöge der von uns gegebenen Deutung und damit in Zusammenhang stehender Wanderung der hinteren Gliedmasse verständlich werden, einen Beitrag zur Lösung einer jener Fragen und somit zur sichereren Begründung der Homodynamie der paarigen Gliedmassen mit den Kiemenbogen geliefert zu haben.

---

[1]) Grundr. 2. Aufl. pag. 498.

Digitized by Google

Erklärung der Abbildungen.

(Alle Figuren sind in natürlicher Grösse.)

Tafel XXVIII.

Fig. 1. Skelet der hinteren Gliedmasse von Heptanchus cinereus. Linke Hälfte. Ventrale Ansicht.

P — Becken; *B* — Basale metapterygii; *R* — Randradius (Propterygium); *rp* — Radien des Propterygium; *rm* — Radien des Metapterygium; *Eg* — Endgliedstück; *b* u. *b'* — Glieder der Stammreihe; *Fa* und *Fp* — vorderer und hinterer Nervencanal.

Fig. 2. Skelet der hinteren Gliedmasse von Acanthias vulgaris. Linke Hälfte. Ventrale Ansicht.

Fm u. *Fl* — medialer und lateraler Nervencanal; *I* — frei auslaufender vom vorderen Winkel des Beckens ausgehender Fortsatz (Ilium).

Die übrigen Buchstaben wie in der vorigen Figur.

Fig. 3. Skelet der hinteren Gliedmasse von Chimaera monstrosa (Männch.). Linke Hälfte. Ventrale Ansicht.

Pv — ventraler, *Pd* — dorsaler (Ilium) Beckentheil; *A* — Sägeplatte; Fv^1 und Fv^2 — ventrale, Fd^1 u. Fd^2 — dorsale Nervencanäle; *B* — Basale metapterygii; *R* — Randradius (Propterygium); *r* — Radien des Metapterygium; *rr* — rudimentärer vom Basale abgelöster Radius; *Eg* — Endgliedstücke; *Ba* — Basalanhang; C^1, C^2 u. C^3 — 1., 2. u. 3. Knorpelstück des Basalanhanges; *x* — Fortsatz der ersten, *y* — Fortsatz des dritten, *1*, *2*, *3* — Fortsätze des zweiten Knorpelstückes des Basalanhanges; *cr* — Crista des zweiten Stückes.

Fig. 4. Skelet des Basalanhanges von Chimaera monstrosa von der medialen Seite aus betrachtet.

Die Buchstaben wie in Fig. 3.

Fig. 5. Skelet der hinteren Gliedmasse von Acipenser sturio. Linke Hälfte. Ventrale Ansicht.

P — Becken; *cr* — crista des 1. Stückes; *a* — erstes, *b* — zweites abgegliedertes Knorpelstückchen; *Pm* — medialer Fortsatz; *k* — knopfförmige Hervorragung desselben; *F* — Nervencanal; *1* — *7* — Radien; *Eg* — Endgliedstücke; *S* — Furche.

Fig. 6. Skelet der hinteren Gliedmasse von Acipenser sturio. Dorsale Ansicht. Linke Hälfte.

Pd — dorsaler Fortsatz.

Die übrigen Buchstaben wie in Fig. 5.

Digitized by Google

Fig. 7. Skelet der hinteren Gliedmasse von Acipenser ruthenus. Linke Hälfte. Ventrale Ansicht.

I—V — Segmente des Beckens.

Die übrigen Buchstaben wie in Fig. 5.

Fig. 8. Skelet der hinteren Gliedmasse von Scaphirhynchus cataphractus. Ventrale Ansicht. Rechte Seite.

Pd — Ursprung des dorsalen Fortsatzes; *a* — erste, *b* — zweite Furche.

Die übrigen Buchstaben wie in Fig. 5.

Fig. 9. Skelet der hinteren Gliedmasse von Polyodon folium. Linke Hälfte. Ventrale Ansicht.

I—VI — Segmente des Beckens, *a* — unvollkommen abgegliedertes Segment; *y* — kleines zwischen dem 2. und 3. Segment gelegenes Knorpelstückchen; *Z* u. *X* — Fortsätze des 6. Segmentes; F^1, F^2, F^3 — Nervencanäle; *1—13* — Radien.

Die übrigen Buchstaben wie in Fig. 5.

Fig. 10. Skelet der hinteren Gliedmasse von Polyodon folium von der dorsalen Seite betrachtet.

Pa^1 — Pa^9 — accessorische Fortsätze; *Pd* — dorsaler Fortsatz (Ilium).

Die übrigen Buchstaben wie in Fig. 9.

Tafel XXIX.

Fig. 11. Ventrale Ansicht der ventralen Muskeln der hinteren Gliedmasse von Heptanchus cinereus, nach der Abnahme des Integumentes. Rechte Seite.

S — Septum; *Mc* — Myocomma der ventralen Seitenmuskeln; *Li* — Ligamentum intermusculare; *Svs* — oberflächliche ventrale Schicht; *Mp* — Muskulatur des Randradius; *x* — hinterer umgebildeter Theil der septo-basalen Schicht; *Br* — Basio-radiale Schicht; *sfs* — secundäres Flossenskelet.

Fig. 12. Ventrale Ansicht der ventralen Muskeln der hinteren Gliedmasse von Acanthias vulgaris.

pb — pelvico-basale Schicht; *sb* — septo-basale Schicht; *In* — Integument; *C* — Cloake; *P* — Becken.

Die übrigen Buchstaben wie in Fig. 11.

Fig. 13. Verzweigung der ventralen Aeste der Extremitäten-Nerven von Acanthias vulgaris. Linke Hälfte. (Die Muskulatur des Randradius, sowie die basio-radiale Schicht sind abgenommen.)

v^1, v^2, v^3, etc. — ventrale Aeste der Extremitäten-Nerven; *Lv* — Längsstamm; *Rl* — lateral gerichtete Aeste desselben.

Die übrigen Buchstaben wie in Fig. 12 u. 2.

Fig. 14. Seitliche Ansicht der oberflächlichen dorsalen Schicht von Acanthias vulgaris. (Die Flosse ist ventralwärts gesenkt.) Linke Seite.

Pex — äussere Aponeurose; *Stl* — Seitenlinie; *Ssd* — oberflächliche dorsale Schicht; *It* — Inscriptio tendinea derselben; *Sfs* — secundäres Flossenskelet; *d* — hinterer von den Inscriptionen freier Theil der oberflächlichen dorsalen Schicht.

Digitized by Google

Fig. 15. Seitliche Ansicht der tiefen dorsalen Schicht von Acanthias vulgaris. (Flosse wie in der vorigen Figur ventralwärts gesenkt, die oberflächliche dorsale Schicht sammt einem Theil der äusseren Aponeurose umgeschlagen.) Rechte Seite.

Spd — tiefe dorsale Schicht; *Mr* — strahlig divergirender Muskel; *Mp* — dorsale Fläche der ventralen Muskulatur des Randradius; *Cr* — Crista des Basale metapterygii; d^1—d^9 — dorsale Aeste der Extremitäten-Nerven; *mL* — medialer, *lL* — lateraler Längsstamm; *gL* — gemeinsamer Längstamm; *Zob* — Zweige des lateralen Stammes zur oberflächlichen dorsalen Schicht; *Zt* — Zweige des medialen Längsstammes zur tiefen dorsalen Schicht.

Die übrigen Buchstaben wie vorher.

Fig. 16. Ansicht der ventralen Muskeln von Chimaera monstrosa nach der Abnahme des Integumentes. Linke Seite.

Ssv — oberflächliche ventrale Schicht; *Pb* — pelvico-basale Schicht; *Br* — Basio-radiale Schicht; *S* — mediales Band (Septum); *Ir* — M. Ilio-radialis; *Abd* — Abductor; *Fl* — Flexor des Basalanhanges; v^1 und v^2 — die beiden ersten ventralen Aeste der Extremitäten-Nerven; v^8 — Nervenzweig zum M. Flexor des Basalanhanges; v^9 — Nervenzweig zum Abductor; *Zob* — Zweig des 2. ventralen Astes zur oberflächlichen Schicht.

Die übrigen Buchstaben wie in Fig. 3.

Fig. 17. Ansicht der tiefen ventralen Muskulatur von Chimaera monstrosa, (Die oberflächliche Schicht ist abgenommen.)

Ssv — Ursprungstheil der oberflächlichen ventralen Schicht; Ssv^1 — abgeschnittener Zipfel derselben; v^1—v^6 — ventrale Aeste der Extremitäten-Nerven: *y* — fleischige auf den Sehnen der tiefen Schicht gelagerte Muskelmasse.

Die übrigen Buchstaben wie in Fig. 16.

Fig. 18. Radiale Muskeln der ventralen Flossenfläche von Chimaera monstrosa (Weibchen).

b — Glied der Stammreihe; *ps* — Ansatz der Portio secunda der oberfl. dorsalen Schicht; *r* — radiale Muskeln.

Die übrigen Buchstaben wie in den vorigen Figuren.

Fig. 19. Muskeln des Basalanhanges von Chimaera monstrosa von der medialen Seite aus gesehen.

Ad — M. adductor des Basalanhanges; d^8 u. d^9 — Nerv zu demselben.

Die übrigen Buchstaben wie in Fig. 4 u. 16.

Tafel XXX.

Fig. 20. Seitliche Ansicht der dorsalen Muskulatur von Chimaera monstrosa nach der Abnahme des Integumentes. Rechte Hälfte. Die Flosse ist ventralwärts gesenkt.

Pex — äussere Aponeurose der Seitenmuskeln; *Ml* — der sich von den Seitenmuskeln ablösende Zipfel; *pp* — Portio prima der oberflächlichen dorsalen Schicht; *ps* — hinterer Rand der Portio secunda dieser Schicht.

Die übrigen Buchstaben wie in Fig. 3, 16 u. 17.

Digitized by Google

Fig. 21. Seitliche Ansicht der dorsalen Muskeln von Chimaera monstrosa nach der Abnahme der äusseren Aponeurose der Seitenmuskeln und der Portio prima der oberflächl. dorsalen Schicht, deren Ursprungstheil vor dem Ilium erhalten ist.

ps u. *pt* — Portio prima und secunda der oberfl. Schicht; *Sdp* — tiefe dorsale Schicht. Ir^1 u. Ir^2 — Ursprung und Ansatztheil des M. Ilio-radialis; d^1 u. d^2 — 1. u. 2. dorsaler Ast der Extremitäten-Nerven.

Die übrigen Buchstaben wie in Fig. 3 u. 20.

Fig. 22. Seitliche Ansicht der dorsalen Muskeln von Chimaera monstrosa nach der Abnahme der Portio prima und tertia der oberfl. dorsalen Schicht.

d^1—d^5 — dorsale Aeste der Extremitäten-Nerven. (Die übrigen sind wegen der umgebogenen Stellung der Flosse nicht sichtbar.) *ZIr* — Zweig des Nerven d^2 zum M. Ilio-radialis; *Zob* — Zweige zur oberflächlichen Schicht (portio tertia u. prima).

Die übrigen Buchstaben wie in der vorigen Figur.

Fig. 23. Ventrale Ansicht der ventralen Muskeln von Acipenser ruthenus. Die in der Medianlinie gelegene Fettmasse ist entfernt.

Pex — äussere Aponeurose der Seitenmuskeln, welche von den Muskeln selbst abgezogen worden ist; *Sv* — ventrale Muskeln der hinteren Gliedmasse; *ap* — Aponeurose derselben; *Sfs* — Strahlen des secundären Flossenskeletes; *Stm* — Seitenmuskeln; *p* — Becken; *K* — knopfförmige Hervorragung des medialen Fortsatzes des Beckens.

Die übrigen Buchstaben wie in Fig. 11.

Fig. 24. Seitliche Ansicht der oberflächlichen dorsalen Muskeln der hinteren Gliedmasse von Acipenser ruthenus. Rechte Seite.

Pex — äussere Aponeurose; *Ssd* — oberflächliche dorsale Schicht; *Spd* — tiefe dorsale Schicht; *B* — Becken; *Sfc* — secundäres Flossenskelet.

Fig. 25. Ventrale Ansicht der Muskeln von Scaphirhynchus cataphractus.

Int — Integument; *pm* — medialer Fortsatz des Beckens.

Die übrigen Buchstaben wie in Fig. 23.

Fig. 26. Ventrale Ansicht der ventralen Muskeln von Polyodon folium.

I—*IV* — mediale Enden der bezüglichen Segmente des Beckens (Vergl. Fig. 9); *VIZ* — Ende des nach hinten und medianwärts gerichteten Fortsatzes des VI Segmentes.

Die übrigen Buchstaben wie in Fig. 23.

Tafel XXXI.

Fig. 27. Extremitäten-Nerven und deren Verzweigung auf der dorsalen Flossenfläche von Acanthias vulgaris. Rechte Seite.

I, II, III etc. — 1., 2., 3. Extremitäten-Nerv; *31, 32, 33* etc. — Zahl der bezüglichen Spinalnerven; *C* — Collector; *Z* — die von ihm zu den Seitenmuskeln abgehenden Zweige; v^1, v^2, v^3 etc. — 1., 2., 3. ventrale Ast der Extremitäten-Nerven; d^1, d^2, d^3 etc. — dorsale Aeste derselben.

Die übrigen Buchstaben wie in Fig. 15.

Digitized by Google

Fig. 28. Die sieben vorderen Extremitäten-Nerven von Galeus canis (Weibchen). Rechte Seite.
Die Buchstaben und Zahlen wie in Fig. 27.

Fig. 29. Die drei vorderen Extremitäten-Nerven von Scyllium canicula. Linke Seite.
Buchstaben und Zahlen wie in Fig. 27 u. 28.

Fig. 30. Extremitäten-Nerven von Chimaera monstrosa (Männchen). Linke Seite.
rp — der nach hinten gerichtete Ast des 22. Ramus ventralis; *a* u. *b* — Verbindungszweige des 23. R. ventralis zum Aste *rp*; *y* — gemeinsamer Stamm des 23. u. 24. ventralen Astes; *Sms* — Aeste zur Muskulatur der Sägeplatte; $c^1 - c^9$ — Rami communicantes; $v^1 - v^9$ — ventrale Aeste; $d^1 - d^{8-9}$ — dorsale Aeste der Extremitäten-Nerven; *Zsm* — Ast zu den Seitenmuskeln.
Die Zahlen wie in Fig. 27.

Fig. 31. Varietät der vorderen Extremitäten-Nerven von Chimaera monstrosa beim Vorhandensein nur zweier Nervencanäle.
Buchstaben und Zahlen wie in Fig. 30.

Fig. 32. Extremitäten-Nerven von Acipenser ruthenus. Rechte Seite.
Zahlen und Buchstaben wie in Fig. 27 u. 7.

Fig. 33. Die den Collector zusammensetzenden ventralen Aeste von Acipenser sturio.
a — vordere, *b* — hintere Anschwellung des Collectors.
Buchstaben und Zahlen wie in Fig. 32.

Digitized by Google

Zur Gliedmassenfrage.

An die Untersuchungen v. Davidoff's angeknüpfte Bemerkungen.

Von

C. Gegenbaur.

Wenn der Werth einer Hypothese weniger in der Erleuchtung eines unklaren Zustandes als in der Anregung zur festeren Begründung des Angenommenen besteht, so hat sich die von mir über die Phylogenie der Gliedmassen aufgestellte mindestens als nicht unfruchtbar erwiesen, indem sie zu den oben erwähnten Untersuchungen Veranlassung gab. Durch diese Arbeit hat jene Aufstellung eine neue Stütze gewonnen. Ich bin zwar deshalb noch keineswegs der Meinung, dass das in Frage Stehende dadurch für völlig erwiesen anzusehen sei, aber ich trage auch kein Bedenken gerade in den von M. v. Davidoff zu Tage geförderten, in diesem Hefte des Jahrbuches mitgetheilten Thatsachen Etwas zu erblicken, das der von mir vertretenen Ansicht einen bedeutenden Vorsprung vor anderen ihr entgegengestellten verleiht. Von solchen entgegenstehenden Meinungen können natürlicherweise nur jene in Betracht kommen, welche auf vergleichend-anatomischem Boden stehen, und phylogenetische Gesichtspunkte festhalten, während wir jene als gar nicht in den Kreis unserer Zuständigkeit fallend bei Seite lassen müssen, für welche die Frage der Herkunft keine Aufgabe ist. Wir finden nun in der von Thacher-Mivart ausgeführten Hypothese einen gewiss nicht ohne Weiteres von der Hand zu weisenden Versuch der Lösung eines wichtigen Problems, und müssen anerkennen, dass er nicht ohne Berechtigung ist. Durch ihn wird nämlich nicht blos das Auftreten der Gliedmassen zu erklären versucht, sondern er zieht noch eine neue Instanz in seinen Bereich, die Seitenfalte, welche in meiner Hypothese keine Rolle spielte, da ich deren Existenz und Beziehungen zu den Gliedmassen erst aus Balfour's vortrefflichen Untersuchungen kennen lernte. So unanscheinend dieses vorübergehende Gebilde auch ist, so darf es doch nicht unberücksichtigt bleiben, da in ihm das Auftreten der Gliedmassen beginnt. Man könnte es also für einen meinerseits begangenen Fehler halten, dass ich die Seitenfalte nicht mit in Betracht zog, jedenfalls mag meine Aufstellung für lückenhaft gelten, so lange sie nicht mit jenem Factum rechnet. Bevor ich dieses versuche, soll auf einige Differenzpunkte hingewiesen werden, welche zwischen den beiderseitigen Hypothesen bestehen. Solche finden sich im Ausgangspunkte, dann in den Folgerungen und deren Voraussetzungen.

Thacher geht von dem Verhalten bei den Stören aus, und fusst dabei auf einem von mir ausgesprochenen Satz, dass in der Hinter-

Digitized by Google

gliedmasse die ursprünglicheren Verhältnisse erhalten bleiben. Ich halte das auch heute noch für richtig, wenn ich auch bestreite, dass dasselbe für jeden einzelnen Fall ohne alle Ausnahme gelte. In seiner Allgemeinheit ist der Satz vom Conservativismus der hinteren Extremität unzweifelhaft richtig. An ihr erhalten sich bei den Amphibien fünf Zehen. Sie betheiligt sich nicht activ an den Umgestaltungen wie sie die Vorderextremität in ihrer mannigfaltigen Umwandlung zu einem Flugorgan bei den Pterodactylen, Saururen, Vögeln und Chiropteren darbietet Im Naviculare (Centrale) des Säugethierfusses ist ein Element des Tarsus erhalten, dessen Homologon im Carpus ein nur selteneres Vorkommen ist. Was sind hiergegen die innerhalb kleinerer Abtheilungen erscheinenden Umgestaltungen, denen freilich auch die Hinterextremität nicht entgeht!

Was nun die Störe betrifft, so ist soviel sicher, dass sie spätere Formen repräsentiren als die Selachier, mit denen sie durch Vieles verknüpft sind. Es wäre aber irrig, daraus zu folgern, dass an allen ihren Organsystemen ein weiterer Fortschritt der Differenzirung Ausdruck fände. Das würde schon der Zustand der Wirbelsäule der Störe widerlegen. Also muss zugegeben werden, dass die Bildung des Skeletes der Hintergliedmassen ebenfalls in einem solch' niedern Zustand sich finden kann. Da nun aus der Stellung der Störe das nicht erweisbar ist, muss die Begründung aus den Beziehungen jener Skeletform zu andern niederen Formen geschöpft werden. Die Vergleichung tritt hier in ihr Recht. Nun ist bei allen übrigen Gnathostomen, bei Selachiern wie bei Chimära, bei Ceratodus wie bei den Dipnoern, ein und derselbe Typus des Gliedmassenskeletes zu erkennen, den ich Archipterygium benannt habe, und auch in den höhern Wirbelthieren nachwies. Diesen Zustand des Archipterygium habe ich dann von ähnliche Verhältnisse bietenden Befunden des Kiemenskeletes abgeleitet und so die Gliedmasse mit einem bekannten Apparate in Zusammenhang gebracht. Die Entstehung der Gliedmasse hat damit einen Ausgang gewonnen, und es wurden für die Vergleichung positive Anhaltspunkte erbracht. Solche bestehen nun für die Thacher-Mivart'sche Hypothese nicht. Das muss betont werden. Es besteht keine Einrichtung, welche den Gliedmassen in jener Annahme homolog wäre. Das was jene Autoren in dieser Beziehung beibringen, das Skelet der medianen Flosse, gehört doch wahrlich nicht hierher und hat höchstens den Werth analoger Einrichtungen. Die in den realen Befunden vorhandene Lücke wird nun von jenen Autoren durch die Annahme, dass der Befund bei Polyodon den niedersten vorstelle, und durch die fernere Annahme, dass solche einzelne Knorpelstäbchen, in der Seitenfalte entstanden, sich zu einem Gliedmassenskelet zusammengeschoben hätten, auszufüllen versucht. Und darin liegt eine wesentliche Differenz unserer Hypothesen. Ich beziehe die Verhältnisse der Gliedmassenskelete auf etwas Bekanntes, Erwiesenes, jene beziehen das Gliedmassenskelet auf etwas Unbekanntes, Unerwiesenes, das sie erst postuliren. Anders verhielte es sich, wenn nachgewiesen wäre, dass die Elemente des Flossenskeletes in einem ontogenetisch frühen Zustande zerstreut, über eine Strecke der Seitenfalte vertheilt wären. Ein solcher Nachweis ist bis jetzt noch

Digitized by Google

nicht gebracht, und so lange wird auch jene Auffassung als nicht genügend begründet gelten müssen. Lässt sie doch noch vieles Andere unerledigt, ja im Widerspruche mit sich bestehen.

Es wird also daran festzuhalten sein, dass nichts Thatsächliches besteht, womit das Skelet der Hinterextremität von Polyodon verglichen werden könnte. Wenn man es als im primitiveren Zustand gelten lassen will, als jenes der anderen Störe, so wird man auch diesen Weg vorerst nicht weiter gehen können. Schlägt man dagegen eine andere Richtung ein, von Scaphirhynchus ausgehend, dessen Verhalten durch Acipenser zu Polyodon führt, wie es anderseits zu andern Fischen Anschlüsse bietet, so ist der Zusammenhang hergestellt. Wir unterscheiden dann bei Scaphirhynchus ein den Beckengürtel repräsentirendes Stück und daran gefügte Radien, und erkennen in diesem Zustande einen solchen, der sich vom Kiemenskelete ohne sehr grosse Schwierigkeit ableiten lässt. Die ganze Frage dreht sich also wesentlich darum, ob man von Scaphirhynchus oder von Polyodon auszugehen habe. Keiner der beiden Sturionen bietet aber zwingende Motive für die Annahme eines primitiveren Zustandes. Wir nehmen also den Zustand des Flossenskeletes, welcher Anschlüsse zu den übrigen Fischen bietet, als den primitiveren und leiten den andern, der diese nicht besitzt, von jenem primitiven ab. So gelangen wir dazu von den echten Sturionen auszugehen, wie das ja durch v. DAVIDOFF dargethan wurde.

Wenn wir aber für unsere Auffassung die Annahme einer Wanderung der Gliedmasse und zwar vorwiegend der hinteren, nöthig haben, so ist die gegnerische Auffassung nicht besser daran. Ihr zufolge müssen getrennt von einander entstehende, einer grösseren Anzahl von Metameren entsprechende Knorpelstäbchen zusammentreten um die Gliedmasse zu constituiren. Es werden also zwei Dinge hypothetisch, erstlich die Knorpelstäbchen, und zweitens deren Zusammentreten. Eines ist sowenig wie das andere zur Beobachtung gekommen. Nach unserer Auffassung ist es der ganze Gliedmassenapparat, der die Verschiebung resp. Wanderung eingeht, und dieses ist ebenso durch die Vergleichung erweisbar, wie die Constituirung der Gliedmasse selbst aus einem Kiemenbogen ableitbar ist.

Während ich also nur Eine Hypothese nöthig habe, um die Genese der Gliedmasse zu verstehen, eben die Ableitung von den Kiemen, bedarf die MIVART-THACHER'sche Annahme deren zwei, einmal des Zusammentretens von Knorpelstäbchen, und zweitens der Genese solcher Stäbchen als metamerer Gebilde in der Seitenfalte.

Endlich wäre noch von der Seitenfalte zu sprechen, deren Kenntniss wir BALFOUR's Untersuchungen zu danken haben. Sie bildet diesen zufolge eine epitheliale Verdickung, welche sich ventral, von der letzten Kiemenspalte an bis in die Gegend vor dem After erstreckt, und so wenig vorspringt, dass sie nur auf Querdurchschnitten des Körpers sichtbar wird. Die Bindegewebsschicht des Integumentes ist nicht an ihr betheiligt. An ihrem vorderen Ende legt sich die Brustflosse, am hinteren die Bauchflosse an, indem diese daselbst leistenförmig hervorsprossen. In dem Zwischenraume lässt die Linie nichts wahrnehmen, was auf in ihr entstehende metamere Ge-

Digitized by Google

bilde beziehbar wäre. Es fragt sich nun ob diese Verdickung, welche zu den Gliedmassen zu gehören scheint — mehr kann mit Sicherheit nicht von ihr ausgesagt werden — nicht auf die Wanderung der Hintergliedmasse bezogen werden kann. Wenn die Stelle, an der eine Gliedmasse auftritt, bei Selachiern zuerst durch eine epitheliale Verdickung bezeichnet wird, so kann man sich vorstellen, dass in dem Maasse als im Verlaufe langer Generationsfolgen die Hintergliedmasse allmälig nach hinten rückte, die bei der ersten ontogenetischen Differenzirung in einer Veränderung des Epithels sich äussernde Spur des frühern Auftretens der Gliedmasse an einer weiter vorn befindlichen Oertlichkeit sich vererbte. Aus den einzelnen Etappen, welche die genannte Gliedmasse auf ihrem Wege zurücklegte, ginge so jene lineare Verdickung des Epithels hervor. Diese Linie kann nicht in einzelne Abschnitte gesondert sein, weil die Gliedmasse ja nicht ruckweise fortschritt, sondern ihren Weg Metamer um Metamer zurücklegte. Den zurückgelegten Weg bezeichnet jene Linie, die vergänglicher Natur ist, wie der als ihr zu Grunde liegend angenommene Vorgang ein transitorischer war.

So möchte ich denn auch die Seitenfalte zu Gunsten meiner Auffassung der Gliedmassen deuten und denke, dass diese Deutung ebenso berechtigt ist, wie jene andere, ja eigentlich noch mehr. Denn wenn in der Seitenfalte der Ausdruck lateraler Fortsatzbildungen liegen soll, die ursprünglich in metamerer Vertheilung sich später in die beiden Gliedmassen zusammengezogen hätten, so könnte die Falte auf den in die Gliedmasse übergegangenen Strecken nicht wohl existiren, müsste also da unterbrochen sein, oder, wenn das nicht zugegeben werden soll, so wäre auch da die Wiederholung eines früheren, aber vorübergegangenen Zustandes zu statuiren, und damit würde auch für meine Deutung der Seitenfalte das Wesentliche zugestanden sein. Alles zusammengefasst bildet die Seitenfalte keine Instanz mehr *gegen* meine Deutung der Gliedmasse.

Ein anderer hier zu berührender Punkt ist das *Verhalten der Nerven*. In dieser Beziehung möchte ich, das übergehend, was bereits durch v. DAVIDOFF berücksichtigt worden ist, eine seit langer Zeit die Anatomen beschäftigende Frage betonen, welche durch die vergleichende Untersuchung der Gliedmassen sammt ihrer Nerven einer endlichen Lösung näher kommt. Ich meine die Geflechte, welche die Nerven der Gliedmassen bilden.

Eine durch JOH. MÜLLER vor fast 45 Jahren gestellte, von H. KRONENBERG gelöste Preisaufgabe hatte wesentlich die physiologischen Verhältnisse zum Ziele: Die functionelle Bedeutung der Nervenplexusse. Aehnlich sind die Ergebnisse späterer Untersuchungen wie jene von PAYER, die durch LUDWIG angeregt wurden. Es fand sich, dass diese oder jene Nervenwurzel diese oder jene Theile versorgt, oder dass diese oder jene Theile von mehreren, so und so vielen Wurzeln, Nerven empfangen. Wie sehr auch dadurch, wie durch manche spätere Forschungen z. B. jene von W. KRAUSE, die in den Plexussen bestehende Complication der Nervenbahnen Aufklärung empfing, so ist dabei die Frage, was denn die Plexusbildung hervorrufe, gar nicht in Betracht gekommen. Die Plexusse an sich blieben

Digitized by Google

unverständlich, wenn man sie nicht rein teleologisch erklären wollte. Was sie hervorrief konnte nicht durch das Experiment am schon Vorhandenen gefunden werden. Dieses vermag wohl die gegebenen Verhältnisse aufzuklären, aber nicht die Causalmomente des Zustandekommens derselben zu enthüllen. In der Wanderung der Gliedmassen liegt nun ein solches Causalmoment für die Plexusbildung und durch v. DAVIDOFF ist deren Entstehung dargethan worden (p 467, 484). Es wird uns in der Bildung eines N. collector die erste Stufe gezeigt, an die andere sich anreihen (vergl. Taf. XXXI Fig. 27). Wenn wir diese Befunde nur aus stattgefundener Lageveränderung der Hintergliedmasse sammt ihrer, eben von jenem Nerven versorgten Muskulatur zu verstehen vermögen, so gilt das auch für die betreffenden Geflechte der höheren Wirbelthiere. Die hier bestehende Weiterbildung ist eine Differenzirung, die sich aus der an der Muskulatur vorgegangenen Differenzirung ableiten lässt. Die Beziehung der einfachern Geflechte der Selachier und Ganoiden zur Gliedmasse ist auch an der ziemlich distal von der Austrittsstelle vorhandenen Verbindung der bezüglichen Nerven ausgedrückt. Auch darin liegt ein niederer Zustand, der allmälig einem andern weicht, in welchem die Nervenverbindungen näher gegen die Austrittsstelle emporrücken. Was aber bezüglich dieser Nervenverhältnisse für die hintere Gliedmasse gilt, wird auch für die vordere nicht ungiltig sein. Auch an dieser ist schon bei den Selachiern ein Verschieben nach hinten zu vor sich gegangen, so dass sie über eine grössere Anzahl von Metameren hinweg gerückt ist. Als Causalmoment hierfür ist von mir die mächtige Entfaltung des Kiemenapparates aufgestellt worden. (Unters. z. vergl. Anat. der Wirbelthiere III.) So ist die Gliedmasse mit neuen Metameren-Gebieten in Zusammenhang gebracht, daher hier wieder eine grössere Anzahl von Nerven, die sich unter einander verbinden, in Zusammenhang mit der Gliedmasse getreten ist. Von diesem Gesichtspunkte also, dass die die Gliedmassen versorgenden Rami ventrales der Spinalnerven durch eine allmälig entstandene Lageveränderung der Gliedmassen sich unter einander verbinden müssen, ist es möglich die Bildung der Ansae und der daraus ferner hervorgehenden Plexusse zu verstehen. Es liegen hier zwar noch viele der Aufhellung harrende Punkte vor, und ich bin weit davon entfernt in dem Begonnenen ein schon vollendetes Bild der Vorgänge zu erblicken, welche mit jenen Lageveränderungen im Gebiete der Muskeln und Nerven sich äussern, aber es ist doch nicht zu verkennen, dass in dem morphologischen Process der Lageveränderung auch die Bedingungen für die Plexusbildung liegen. In dieser Richtung fortgesetzte Forschungen, die sich auch auf mikroskopische Verhältnisse zu erstrecken haben werden, müssen den erst abgesteckten Weg noch ebnen, auf dem zu einer vollkommenen Erkenntniss jener verwickelten Vorgänge zu gelangen die Aussicht gegeben ist.

Heidelberg, den 10. Mai 1879.

Digitized by Google

Besprechungen.

SCHNEIDER, A. Beiträge zur vergleichenden Anatomie und Entwicklungsgeschichte der Wirbelthiere.

Mit XVI Tafeln u. 3. Holzschnitten (164 Seiten). 4. Berlin, G. REIMER, 1879.

In diesen »Beiträgen« ist ein sehr reichhaltiges Material niedergelegt, welches die genauere Kenntniss vorzüglich der niedersten Wirbelthiere wesentlich fördert und damit manche unserer Grundlagen der vergleichenden Anatomie der Wirbelthiere befestigt. Der erste Abschnitt ist der Anatomie von Amphioxus gewidmet. Ausser zahlreichen Feststellungen oder Verbesserungen früherer Angaben finden wir vorzüglich das Gefässsystem berücksichtigt und dessen Kenntniss bedeutend erweitert. Der gezeigte Zusammenhang des »Herzens« mit Lymphgefässen dürfte da obenan zu stellen sein, selbst wenn man einige Bedenken haben möchte den mit der Leber verlaufenden Canal als Herz anzusehen. Der Verfasser stützt sich aber bei seiner Deutung auf die mehrfache Theilung des Canals und die darin liegende Analogie mit der Anlage des Herzens beim Hühnchen und bei Säugethierembryonen. Wir möchten dieses Verhalten, das ganz dazu angethan ist, dem Vertebraten-Herzen einen paarigen Vorläufer aufzusuchen, dennoch nicht für massgebend halten. Denn bei jenen höheren Wirbelthieren sind doch durch Dotter und Keimblase bedeutende Veränderungen für die Anlage von Organen der ventralen Medianlinie bedingt. So lange noch die Möglichkeit besteht, dass die paarige Anlage des Herzens aus einer unpaaren hervorging, d. h. dass wie bei niederen Wirbelthieren ein Zustand besteht, in welchem jene Herzanlage unpaar ist, dass also die paarige Anlage von diesem abgeleitet werden kann, so lange möchten wir den Befunden bei Vögeln und Säugethieren keine phylogenetische Beweiskraft zumuthen. Bei Selachiern hat BALFOUR nichts von einer doppelten Anlage des Herzens beobachtet. Wir möchten demnach das Herz erst da beginnen lassen, wo die getrennten, übrigens zu mehr als zwei vorkommenden Canäle sich zu einem ventral verlaufenden Stamm vereinigt haben. Sehr sorgfältige Darstellungen erhalten wir von den Kiemengefässen, überhaupt von den Kiemen, dann vom Verhalten der Darmvene und ihren Verzweigungen. — Der zweite Abschnitt führt uns zur Anatomie und Entwicklungsgeschichte von Petromyzon und Ammocoetus. Für die Systematik ist wichtig, dass Verfasser Petromyzon fluviatilis und Planeri nur für differente Zustände einer Art nachweist, indem er die bisher angenommenen Verschiedenheiten beseitigt. Nach Bemerkungen über die Athmung dieser Thiere, vorzüglich über den Athmungsmechanismus, auch in Vergleichung mit jenem der Anuren- und Urodelenlarven, folgen Mittheilungen über Bindesubstanzen, Bindegewebe und Knorpel, sowie über die Chorda. Eine frühere Angabe des

Digitized by Google

Referenten bezüglich der Differenzirung der oberen Bogen bei Petromyzonten findet verdiente Widerlegung. In der Deutung der Chordascheiden neigt sich der Verfasser für die Haie der KÖLLIKER'schen Auffassung zu, indem er die »knorpelige Chordascheide« der letztern durch Einwanderung von Zellen durch die Elastica externa — unsere Limitans externa — annimmt. Die genaue Beschreibung der Wirbelsäule von Petromyzon führt zu Vergleichungen mit Selachiern und Chimaera, besonders in Bezug auf die Intercalarstücke der beiden letzteren. Kopfskelet und Kiemenkorb findet zuerst eine beschreibende Behandlung, ebenso wie deren Muskulatur. Dann folgt die Vergleichung dieser Organcomplexe mit jenen der höheren Wirbelthiere. Bei der Deutung des Kopfskelets weicht Verfasser von der vom Referenten gegebenen Auffassung erheblich ab, und ist der Meinung, dass die Kiemen von Amphioxus, der Cyclostomen und der höheren Wirbelthiere nicht auseinander, sondern nach einander sich entwickelten. Leider erfahren wir nicht wie Verfasser sich dieses vorstellt. Die vom Ref. für die Metamerie des Craniums verwerthete Durchbrechung des letzteren durch die Kopfnerven hält Verfasser für nicht belangreich, sie können unabhängig von einem oberen Bogen sein, da ein oberer Bogen von mehreren Nerven durchbohrt sein kann. Wir würden dem zustimmen, wenn wir um die specielle Anzahl dieser etwa einmal am Cranium vorhandenen oberen Bogen streiten würden, oder wenn uns in jenen Oeffnungen der einzige Grund zur Behauptung jener Metamerie gelegen hätte. Da wir aber in den Kiemenbogen auch untere Bogenbildungen sehen (gleichviel ob man deren Vergleichung mit jenen der Wirbelsäule zugibt oder in Abrede stellt) und diese unteren Bogen so lange als einen sehr wesentlichen Factor für die Metamerie des Kopfskelets halten müssen, bis er als unwesentlicher uns nachgewiesen wird, so können wir jenen Einwand nicht gelten lassen. Uebrigens ist uns nie in den Sinn gekommen die Kiemenbogen von Amphioxus und die der Cyclostomen als Homologa der Kiemenbogen der Gnathostomen anzusehen, vielmehr haben wir auf die Verschiedenheiten mehrfach hingewiesen und nur die äusseren Kiemenbogen der Selachier mit den Kiemenbogen der Cyclostomen verglichen. Wir sehen darin Reste eines bei den Cyclostomen ausgebildeteren Zustandes und in sofern würde sich wohl der Verfasser an uns anschliessen, als er ja für jene Einrichtungen ebenfalls eine Zeitfolge urgirt. Bei der vom Verfasser gleichzeitig mit W. MÜLLER entdeckten Thyreoidea fügt Verfasser nur Weniges seiner früheren Darstellung bei. Die Beschreibung der Structur des Darmes und der Leber fördert wieder vieles Neue zu Tage. Die Muscularis der Darmwand besitzt die zwei allgemein verbreiteten Schichten, während von LANGERHANS nur die Ringfaserschicht erkannt ward. Auffallend ist der Mangel von Ausführwegen der Leber bei Petromyzon, während Ammocoetes einen Lebergang besitzt. Das Vorkommen einer Färbung der Darmcontenta wird von dem Secret des Darmepithels abgeleitet. Die Entstehung des Oesophagus bei der Metamorphose des Ammocoetes wird mit der Pancreasbildung verglichen. »Denkt man sich das Pancreasrohr« (wie es bei Haien von BALFOUR als Ausstülpung des Darmes geschildert ward) »bis in den Schlund fortgesetzt, so würde es den Oesophagus von Petromyzon« vorstellen«. Ob auf solche Art die Scheidung des Kiemenrohrs von dem Schlundrohr sich vollzieht, möchten wir bezweifeln. Zunächst besteht kein Factum, das dafür spräche, oder in jener Richtung gedeutet werden könnte. Der Mangel des Pancreas bei Petromyzon wird von Myxine getheilt, und die Drüsen der Wand des Schlundrohrs (Oesophagus) bei Petromyzon sind an sich dem Darme nichts Fremdes. Neue Beobachtungen werden zu

Digitized by Google

einer Entscheidung nöthig sein. Eine sorgfältige Beschreibung der Niere schliesst den Abschnitt. Wir heben daraus die Lage der Vorniere in der Pericardialhöhle hervor, dann das Bestehen discreter Kapseln um die Glomeruli (gegen FRITZ MEYER).

In einem dritten Abschnitte werden »Grundzüge einer Myologie der Wirbelthiere gegeben. Es werden parietale und viscerale Muskeln unterschieden, von den letzteren nur die aus quergestreiften Elementen bestehenden abgehandelt. Zu den Parietalmuskeln zählen die Längsmuskeln und äusseren Quermuskeln. Zu den Visceralmuskeln jene der Kiemen, Kiefer und der Transversus. Weshalb der Transversus von den anderen parietalen Muskeln getrennt wurde, blieb uns unverständlich. Von den Leptocardiern an werden die einzelnen Abtheilungen der Vertebraten mit Ausschluss der Säugethiere mit Bezug auf diese Muskeln durchgegangen und dabei ein grosser Reichthum von einzelnen Thatsachen mitgetheilt. Von einer die Darstellung des Zusammenhanges abzielenden Vergleichung hat Verfasser Umgang genommen, wohl mit Recht, da die bezüglichen Verhältnisse noch wenig klar liegen. Um so dankenswerther ist die Fülle der Angaben, welche der Verfasser uns in diesem Abschnitte gibt. Endlich bietet der letzte, kleinste Abschnitt Angaben über den Schlundring der Wirbelthiere. Zu den Verbindungen der N. hypoglossi, die schon längere Zeit bekannt sind, beschreibt Verfasser noch solche von Zweigen der beiderseitigen Rami III Trigemini bei Fischen und bestätigt damit das Vorkommen eines Umfasstwerden des Schlundes. Da bei Reptilien und Vögeln der N. laryngeus eine ähnliche Verbindung, wie Verfasser nach WYMAN mittheilt, eingeht, sind es also sehr verschiedene Nerven, welche jene Ringbildung ausführen. Dadurch wird die Erscheinung selbst zu einer sehr verschiedenwerthigen, bei der die Frage uns nahegelegt wird, an welche Bedingungen die Erscheinung geknüpft sei. Das terminale Verhalten jener Nerven wird vielleicht zur Aufklärung geeignet sein. Eine Aehnlichkeit, ausser einer solchen der allgemeinsten Art, mit dem Schlundringe Wirbelloser, vermögen wir freilich nicht zu erkennen, noch weniger eine Homologie, sowenig als die bei den verschiedenen Thieren jene Verbindung eingehenden Nervenzweige homolog sind. Wie sehr wir auch mit dem Verfasser die Veränderlichkeit der Begriffe anerkennen und deren Anpassung an den jeweiligen Zuwachs von neuen Erfahrungen für nothwendig erachten, so wird doch damit ein kritisches Verhalten keineswegs beseitigt, und dieses lehrt uns, dass in den drei Arten der »Schlundringbildung« bei einer Anzahl von Wirbelthieren keine Thatsache von fundamentaler Bedeutung vorliegt.

Sind wir nun auch im Laufe unserer Besprechung oftmals den Auffassungen des Verfassers entgegengetreten, so soll damit keineswegs eine Minderschätzung des Werthes dieser Beiträge geäussert sein. Wir haben vielmehr die Ueberzeugung, dass die Kenntniss der so wichtigen niederen Vertebratengruppen der Leptocardier und Cyclostomen sehr viel gewonnen hat, so wie durch die myologischen Angaben eine Grundlage zum Weiterbau gegeben ist, wie verschieden auch die Richtungen sein mögen, nach welchen sich die Forschung ihre Wege bahnt. C. G.

Digitized by Google

Ueber Homologien und Varianten in den Zahnformeln einiger Säugethiere.

Von

Reinhold Hensel.

Der Grundtypus der Zahnstellung ist das gegenseitige Alterniren oberer und unterer Zähne, wie ich dies schon früher [1]) ausgesprochen und später [2]) etwas ausführlicher motivirt habe. Es entsprechen also die Zähne eines Kiefers nicht den Zähnen des gegenüberstehenden, sondern den Zwischenräumen zwischen ihnen. Unter den Säugethieren fällt bei den Delphinen dieses Verhalten sogleich in die Augen. Aber auch bei den Thieren mit einem mahlenden Gebiss, wie z. B. bei den Einhufern, bemerkt man deutlich bei richtiger Stellung des Unterkiefers, dass bei den breiten und eng aneinanderliegenden Schneidezähnen oder Backenzähnen obere und untere alterniren.

Bei allen Säugethieren, selbst bei denen, deren Zähne eine ununterbrochene Reihe bilden wie bei dem Menschen, werden diese durch Form und Function in verschiedene Abtheilungen gebracht, deutlicher noch bei den Thieren, deren Zahnkategorien durch einzelne Lücken getrennt sind. Bei diesen Abtheilungen, seien sie zusammenhängend oder von einander getrennt, können wir ein vorderes und hinteres Ende unterscheiden. Für uns ist gegenwärtig das Gebiss der Thiere nicht mehr ein starres und für alle Zeiten unveränderliches. Wir nehmen an, dass jeder Gebisstypus sich in Zahl, Form und Stellung der Zähne genealogisch verändert. Diese Veränderungen in der Zahl werden immer an den Enden der verschie-

[1]) Zeitschr. der deutsch. geolog. Gesellsch. Berlin 1856. pag. 666.

[2]) Zahnformel f. d. Gatt. Sus. Dresden 1875. pag. 35.

Digitized by Google

denen Gebissabtheilungen stattfinden, und wenn sie zuweilen sich innerhalb einer Zahnreihe vollziehen, so wird eben dadurch die Bildung einer neuen Reihe in der alten eingeleitet.

Veränderungen in der Zahl sind entweder Vermehrung oder Verminderung derselben. Ob die Zahl der Zähne sich gegenwärtig in genealogischem Sinne vermehrt oder vermindert, ist eine schwer zu beantwortende Frage. Berücksichtigen wir, dass der speciellere Typus sich stets aus dem allgemeineren differenzirt und dadurch in immer engere Grenzen gebracht wird, dass ferner rudimentäre, functionslose Zähne sehr häufig sind, so werden wir sehr leicht zu dem Schluss gebracht, dass die Zähne im Laufe genealogischer Entwicklung einer Verminderung unterworfen sind. Wo man eine Vermehrung derselben zu sehen glaubt, wie bei Ursus spelaeus und Ursus arctos, handelt es sich wohl immer um eine Verwechslung nahe verwandter Arten, durch welche jene Täuschung hervorgerufen wurde. Neubildungen, durch das Bedürfniss erzeugt, können wohl zu keiner Zeit functionslos sein. Bei den Zähnen wird Vermehrung der Zahl also vielleicht immer in das Gebiet des Atavismus zu rechnen sein.

Wir wiesen oben darauf hin, dass Anomalien in der Zahl der Zähne immer an den Enden einer specielleren Zahnreihe stattfinden. Deren Vermehrung oder Verminderung ist dabei aber bestimmten Gesetzen unterworfen, und zwar trifft eine Verminderung in der Regel zunächst den Zahn, welcher in den alternirend vereinigten Reihen oberer und unterer Zähne als der letzte angesehen werden muss. Die unten folgenden Beispiele werden die Bedeutung dieser theoretischen Betrachtungen deutlicher erscheinen lassen.

Die Schneidezähne.

In der Reihe der Säugethiere treten besonders zwei Kategorien in der Anordnung der Schneidezähne hervor. Diese werden entweder von aussen nach innen, also nach der Medianlinie zu, kleiner und verschwinden folglich am inneren Ende, oder sie nehmen nach aussen zu an Grösse ab und bleiben hier endlich weg. Jener Fall findet sich bei Carnivoren, dieser bei Herbivoren. Es sind also im Allgemeinen bei Pflanzenfressern die inneren Schneidezähne, bei Fleischfressern die äusseren die grössten und unveränderlichsten. Ehe wir zur Betrachtung der herbivoren Schneidezähne, speciell des Menschen und der Affen, übergehen, wird es nicht ohne Nutzen sein, zuvor das Verhalten bei Carnivoren genauer festzustellen.

Digitized by Google

Schneidezähne der Carnivoren. Sucht man nach ihrem Urtypus unter den lebenden Thieren, so kann man ihn möglicherweise im Gebiss der Gattung Didelphys finden. Zwar fehlt hierbei noch eine Hauptbedingung. Der äusserste Schneidezahn ist nicht der grösste in der Reihe. Die Zähne sind vielmehr einander gleich, ja haben vielleicht mehr Tendenz nach innen zu grösser zu werden. Der innerste Zahn im Zwischenkiefer erscheint nicht bloss etwas länger als die 4 äusseren Zähne, sondern ist auch aus der Reihe etwas hervorgerückt. Im Unterkiefer zeigen die Zähne nach innen zu ganz unzweifelhaft eine Zunahme an Stärke, der innerste aber steht in der Reihe der übrigen. Bei allen Carnivoren beginnt die Reihe der alternirenden Schneidezähne mit dem äussersten Zahne des Zwischenkiefers, worauf zunächst der entsprechende Zahn des Unterkiefers folgt. Bei Didelphys tritt derselbe Fall ein, obgleich der äusserste Zahn im Zwischenkiefer sich, wie oben bemerkt wurde, nicht durch besondere Grösse auszeichnet. Bei dieser Gattung wird die Reihe der alternirenden Schneidezähne von dem innersten Zahn des Zwischenkiefers geschlossen.

Nachstehendes Schema hat folgende Bedeutung: Der senkrechte Strich zur Linken stellt vor die Verbindung der beiden Zwischenkiefer miteinander und die Symphyse des Unterkiefers. Die obere Reihe der Zeichen bezeichnet die oberen, die untere die unteren Schneidezähne und zwar in der Reihe, wie sie miteinander alterniren. Für den äussersten Zahn der oberen Reihe ist kein grösseres Zeichen gewählt, wie dies in den folgenden Schematen der Fall ist. Die einzelnen Zähne selbst haben eine indifferente Bezeichnung in der Richtung von aussen nach innen und zwar oben durch Ziffern und unten durch Buchstaben. Die bekannte, von Owen in die Wissenschaft eingeführte Bezeichnung ist vorläufig nicht gewählt. Der Grund dafür wird weiter unten besprochen werden.

Didelphys $\left|\begin{matrix} \overset{5}{\vee} & \overset{4}{\vee} & \overset{3}{\vee} & \overset{2}{\vee} & \overset{1}{\vee} \\ \underset{d}{\wedge} & \underset{c}{\wedge} & \underset{b}{\wedge} & \underset{a}{\wedge} \end{matrix}\right.$. Hier sieht man, dass Anfang und Ende, Zahn 1 und 5 der Gesammtreihe, in den Zwischenkiefer zu liegen kommen. Ob bei einem solchen Gebiss eine Verminderung der Gesammtzahnreihe im Laufe genealogischer Entwicklung nur am Innenende oder auch am Aussenende auftreten kann, muss hier noch zweifelhaft bleiben, da der Typus des Gebisses noch zu wenig carnivor ist, und man ihm eine Neigung zum Insectivoren nicht absprechen kann. Wenn aber die Verminderung am Innenende auftritt,

Digitized by Google

so ist es der Zahn 5, welcher zunächst verschwindet. Wir erhalten dann folgendes Schema: ? $\left|\begin{smallmatrix} 4 & 3 & 2 & 1 \\ V & V & V & V \\ \Lambda & \Lambda & \Lambda & \Lambda \\ d & c & b & a \end{smallmatrix}\right.$. Ein Thier mit dieser Formel ist mir nicht bekannt. Der Schluss der Gesammtreihe ist nun in den Unterkiefer verlegt und zwar in den Zahn *d*. Also ist es dieser Zahn, welcher im Laufe der Weiterentwicklung ausbleibt. Wir erhalten dadurch das Schema für Thylacinus $\left|\begin{smallmatrix} 4 & 3 & 2 & 1 \\ V & V & V & V \\ \Lambda & \Lambda & \Lambda \\ c & b & a \end{smallmatrix}\right.$ oder auch Dasyurus. Hier macht sich zuerst der Typus des Carnivoren reiner geltend, denn der Zahn 1 wird an Stärke überwiegend, und alle Zähne stehen in dicht geschlossenen Reihen, was wir bei Didelphys zum Theil noch vermissten. Der Anfang der Gesammtreihe kann hier wie fortan nicht mehr zweifelhaft sein. Ihr Schluss ist wieder nach oben verlegt und also der Zahn 4 zunächst auf den Aussterbeetat gesetzt. Damit gelangen wir in die Ordnung der Carnivoren selbst und können unter diesen die Beispiele wählen, doch kann uns als Muster einer exacten alternirenden Zahnordnung die Gattung Felis $\left|\begin{smallmatrix} 3 & 2 & 1 \\ V & V & V \\ \Lambda & \Lambda & \Lambda \\ c & b & a \end{smallmatrix}\right.$ dienen. Wenn man an dem frischen Kopf eines Tigers oder an einem Schädel desselben Thieres, dessen Zahnfleisch durch Antrocknung, und dessen Zähne mithin in natürlicher Lage erhalten sind, die Kinnladen schliesst, so lässt sich das Alterniren der Schneidezähne nicht deutlicher nachweisen. Das Ausbleiben des nächsten Zahnes also *c*, führt uns zu Phoca $\left|\begin{smallmatrix} 3 & 2 & 1 \\ V & V & V \\ \Lambda & \Lambda \\ b & a \end{smallmatrix}\right.$. Dieselbe Formel hat übrigens schon unter den Musteliden die Gattung Enhydris, wo nach Owen [1]) im Unterkiefer der innerste Schneidezahn ausfällt, während nach Giebel [2]) irrigerweise der äussere der ausbleibende ist. Uebrigens hat Owen [3]) die drei Schneidezähne des Unterkiefers vollständig entwickelt abgebildet. Ob das Ausfallen des betreffenden Zahnes ein seniles ist, oder ob er in diesem Falle gar nicht zur Entwicklung kommt, darüber finde ich in der mir zugänglichen Literatur keine bestimmten Angaben. Ich für meinen Theil halte das Letztere für wahrscheinlicher. Coues [4]) spricht bloss von dem Feh-

[1]) Anat. of Vertebrates. Vol. III. 1868. pag. 333.
[2]) Odontographie, 1855. pag. 63 und Säugethiere. 1859. pag. 793.
[3]) Odontography. 1840. Pl. 128. Fig. 12.
[4]) Fur-bearing Animals. 1877. pag. 333.

Digitized by Google

len zweier Schneidezähne im Unterkiefer von Enhydris. Der nächstfolgende Zahn, also 3, verschwindet, und wir erhalten das Schema für Leptonyx $\left|\begin{matrix} \overset{2}{\mathrm{V}} & \overset{1}{\mathrm{V}} \\ \underset{b}{\Lambda} & \underset{a}{\Lambda} \end{matrix}\right.$. Die alternirenden Reihen schliessen mit *b*. Das Ausbleiben dieses Zahnes gibt für Cystophora $\left|\begin{matrix} \overset{2}{\mathrm{V}} & \overset{1}{\mathrm{V}} \\ & \underset{a}{\Lambda} \end{matrix}\right.$, die zahnärmste Reihe der Schneidezähne im Gebiss der Carnivoren. GIEBEL [1]) erwähnt einen Schädel dieser Gattung mit einem dritten überzähligen Schneidezahn im rechten Zwischenkiefer. Ueber die Stelle dieses Zahnes wird Nichts angegeben. Man kann bloss vermuthen, dass es der Zahn 3 ist, was eine Regellosigkeit bildet, da bei einer Anomalie der Zahnformel durch Vermehrung der Zahn *b* als der zuletzt verschwundene zunächst wieder auftreten müsste.

Diese hier gegebenen Schemata stellen freilich nur das Nebeneinander der verschiedenen Gebissformen gleichzeitig lebender Raubthiere vor, zeigen aber, wie wir uns ungefähr das Nacheinander derselben zu denken haben. Diese Formen thatsächlich nachzuweisen, bleibt der Palaeontologie vorbehalten.

Hier ist der Ort, auch einen Blick auf eine besondere Art der Anomalien in der Zahl der Zähne zu werfen. Es gibt deren solche, welche keinem bestimmten Gesetz unterworfen sind, wenn z. B. Zähne in den Hoden (GURLT) oder in der Parotis eines Thieres sich entwickeln, oder wenn Zähne an ungewöhnlichen Stellen der Mundhöhle entstehen, ohne dass man sie als aus normaler Stelle dislocirt ansehen kann. Sie sollen als irreguläre bezeichnet und hier nicht weiter berücksichtigt werden. Dagegen gibt es solche, welche an normaler Stelle Platz greifen und sowohl durch Stelle, als auch durch Form genau in den Gang genealogischer Entwicklung passen. Bestehen sie in einer Vermehrung der Zahl, so sind sie als atavistisch (vergl. oben) zu deuten und können als Reproductionen aus der Vergangenheit der Species angesehen werden. Bestehen sie in einer Verminderung der Zahl, so gehören sie der zukünftigen Geschichte der Species an. Diese letzteren Fälle werden gewöhnlich nicht richtig erkannt, weil Beobachtungen über diese Verhältnisse aus früheren Jahrhunderten nicht existiren.

Es ist höchst merkwürdig, dass die angedeuteten Anomalien bei wilden Thieren so selten vorkommen und fast nur bei Hausthieren

---

[1]) BRONN's Klassen u. Ordn. Mammalia pag. 107.

Digitized by Google

zu finden sind. Es scheint, dass sie gewissermassen als Extravaganzen aufzufassen sind, deren eine gewisse lockere Disciplin in der Organisation des Körpers dieser Thiere nicht Herr wird. Nicht bloss nahe Verwandtschaft sondern Domestication fördert Rückschläge. So finden wir diese besonders bei dem Hunde vertreten, während sie bei Wolf und Fuchs sehr selten sind. Vermehrung der Zahl der Schneidezähne kommt nur durch den Zahn 4 vor. Unter 345 Hundeschädeln meiner Sammlung finde ich 4 Schädel, bei denen der Schneidezahn 4 nur auf einer Seite vorhanden ist, und nur bei einem Schädel findet er sich in schöner und normaler Entwicklung auf beiden Seiten vor. Er ist etwas kleiner als der Zahn 3. In diesem Falle hat der Hund die Formel für die Schneidezähne des Thylacinus oder Dasyurus, und die Gesammtreihe der Incisiven schliesst mit dem innersten Zahne des Zwischenkiefers. Eine über das Normale hinausgehende Verminderung der Zahnreihen kann nur durch das Ausbleiben des Zahnes *c* erfolgen und ergibt daher eine Formel, wie wir sie bei Phoca etc. finden. Ich habe diesen Fall unter meinen Schädeln nur einmal beobachtet. Bei der Verwerthung solcher Fälle muss man sich hüten, nicht durch senile Erscheinungen getäuscht zu werden. MAGITOT[1]) hat bei einem »chien chinois-japonais« 4 Schneidezähne auf jeder Seite des Unterkiefers angegeben. Aber der Fall ist nicht näher beschrieben, und es erscheint daher sehr zweifelhaft, ob er zoologisch verwerthbar ist.

Ich habe von den sonst so praktischen Bezeichnungen OWEN's für die Schneidezähne hier nicht Gebrauch gemacht, weil sie sich nicht consequent durchführen lassen, und weil dem Alterniren dabei nicht Rechnung getragen ist.

Schneidezähne der Herbivoren. Sie haben das Eigenthümliche, von innen nach aussen der Reihe nach an Grösse abzunehmen. Aber eine Menge Abweichungen von der Regel stören die Darstellung der auf das Alterniren gegründeten Formeln. Daher bietet hier die Feststellung dieser Formeln bei den verschiedenen Gattungen und Familien den Zoologen zahlreiche Special-Aufgaben, deren Lösung meist erst durch das Auffinden fossiler Zwischenformen möglich sein wird. Namentlich fehlt es vor allen Dingen an der Ermittelung eines wenn auch nur provisorischen Urgebisses, wie ich dies oben für die Carnivoren anzuwenden versucht habe. Ich will mich daher auf die Darstellung einiger Beispiele beschränken. In den folgenden Sche-

[1]) Traité des anomalies du système dentaire. Paris 1877. pag. 81.

Digitized by Google

maten ist ein Hervorheben der Grösse einzelner Zähne nicht angewendet, weil der Grössenunterschied einerseits entweder nicht gross genug erscheint, oder sich andererseits zu einem excessiven Grade steigert. Eine Homologie mit den Zähnen der Carnivoren wird in den Schematen durchaus nicht ausgedrückt. Dass z. B. der Zahn 1 dem oben ebenso bezeichneten Zahn bei den Carnivoren nicht homolog ist, kann wohl als selbstverständlich angesehen werden. Aber auch eine Homologie bei gleicher Zahl und Stellung der Zähne z. B. bei Equus und Felis wird nicht behauptet. Für Sus ergibt sich die Formel: $\left|\begin{matrix} \overset{1}{\mathrm{V}} & \overset{2}{\mathrm{V}} & \overset{3}{\mathrm{V}} \\ \underset{a}{\Lambda} & \underset{b}{\Lambda} & \underset{c}{\Lambda} \end{matrix}\right.$. Aehnlich ist sie für Equus. Die Zahnreihen nehmen nach aussen an Grösse ab, daher auch hier das Verschwinden der Zähne zuerst stattfindet. So sehe ich es bei Sus scrofa, wenn hier die Zahl der Schneidezähne sich abnormerweise verringert. Normal finden wir daher die Formel für Dicotyles: $\left|\begin{matrix} \overset{1}{\mathrm{V}} & \overset{2}{\mathrm{V}} \\ \underset{a}{\Lambda} & \underset{b}{\Lambda} & \underset{c}{\Lambda} \end{matrix}\right.$ lautend. Wenn bei einzelnen Exemplaren eine Vermehrung der Schneidezähne vorhanden ist, so ist es wieder der Zahn 3, der in seine Stelle eintritt[1]). Die Gattungen Porcula, Phacochoerus müssen für jetzt aus unserer Betrachtung wegbleiben. Hier mischen sich genealogische und senile Vorgänge so vielfach, dass erst noch genauere Untersuchungen darüber vorliegen müssen. Durch Ausbleiben des Zahnes *c* gelangen wir zu Formen mit 2 Schneidezähnen oben und unten auf jeder Seite. In diesem Falle ist Homo: $\left|\begin{matrix} \overset{1}{\mathrm{V}} & \overset{2}{\mathrm{V}} \\ \underset{a}{\Lambda} & \underset{b}{\Lambda} \end{matrix}\right.$. Die Affen mit derselben Formel sind eigentlich typischer, da bei ihnen auch im Unterkiefer der innerste Schneidezahn meistentheils der grössere ist. Als Ausnahmen habe ich, l. c. pag. 15, angeführt, dass bei Mycetes ursinus (fuscus?) im Unterkiefer und bei M. seniculus im Oberkiefer die äusseren Schneidezähne etwas stärker sind als die inneren. Bei Homo sind im Unterkiefer gewöhnlich die äusseren Schneidezähne die grösseren. In der alternirenden Gesammtreihe ist der Zahn 2 der äusserste, also auch der erste am Verschwinden. In der That fehlt er nicht selten. Mir selbst sind solche Fälle schon mehrfach vorgekommen. Einer der beiden von mir gesammelten Coroadoschädel[2]) zeigte diesen Mangel. Auch MAGITOT, l. c. pag. 77, führt

[1]) Vergl. HENSEL, Die Säugethiere Südbrasiliens. Berlin 1872. pag. 94.

[2]) Zeitschr. für Ethnologie. Bd. II. 1870. pag. 198. Taf. VII Fig. 2.

Digitized by Google

eine Anzahl derselben an, wobei er noch erwähnt, dass das Ausbleiben der bleibenden Zähne keineswegs auch ein Ausbleiben der Milchzähne zur Voraussetzung hat. Interessant ist es, dass ein Fehlen des Zahnes 2 sich häufig vererbt. MAGITOT führt auch dafür Beispiele an, und in den von mir beobachteten Fällen fehlte der betreffende Zahn stets bei mehreren Gliedern der Familie oder bei nahen Verwandten derselben. Der Zahn *b* wäre nun der nächste in der Reihe, da er aber im Unterkiefer der stärkere ist, so ist es sehr zweifelhaft, ob bei grösserer Reduction der Gesammtreihe ihn das Loos auszubleiben treffen würde. Mir sind keine hierher gehörigen Fälle vorgekommen. Nach MAGITOT, l. c. pag. 79[1]), scheint der Zahn *a* häufiger zu fehlen. Von Vermehrung oder Verminderung der Zahl der Schneidezähne bei den Affen habe ich Nichts gesehen. Aus der Literatur ist mir nur ein Beispiel dieser Art bekannt, welches jedoch der Regel nicht entspricht. MAGITOT führt, l. c. p. 101, einen Schädel von Ateles coaïta an mit drei Schneidezähnen in einem der beiden Zwischenkiefer und beruft sich dabei auf Is. GEOFFROY SAINT-HILAIRE, Histoire des Anomalies etc. 1832, Tom I pag. 660. Der mir vorliegende Brüssler Druck dieses Buches vom Jahre 1837, Tom I pag. 467, erwähnt jedoch als Autorität wieder RUDOLPHI, Anatom.-physiolog. Abhandl. Berlin 1802 p. 147. Da der Fall nicht näher beschrieben wird und RUDOLPHI mir gegenwärtig nicht zugänglich ist, so kann ich nicht weiter darauf eingehen. Leider sind die Anomalien, welche im Gebiss des Menschen vorkommen, selten zoologisch zu verwerthen, da sie in den meisten Fällen zu den irregulären gehören, und diese von den regulären durch eine feste Grenze nicht zu trennen sind.

Es weichen also in der Formel für die Reihen der Schneidezähne Mensch und Affe von einander nicht ab.

Backenzähne.

Da unter diesen die Molaren am hinteren Ende, die Praemolaren jedoch vorn oder wenigstens in der vorderen Hälfte Veränderungen erleiden, so können sie auch in unserer Betrachtung gesondert behandelt werden. Hierbei empfehlen sich die Bezeichnungen wie

[1]) »Viennent ensuite les incisives et plus particulièrement les centrales, qui, dans ce cas, restent représentées par une seule ou les deux incisives temporaires permanentes. Nous avons rencontré dans notre pratique deux exemples de ce genre.«

Digitized by Google

sie Owen eingeführt hat. Abweichungen davon werden weiter unten angeführt werden.

Molaren. Ihre alternirende Gesammtreihe beginnt ohne Ausnahme im Unterkiefer, der untere *m* 1, ist also stets der vorderste Molarzahn. Auf ihn folgt zunächst *m* 1 im Oberkiefer, dann *m* 2 im Unterkiefer u. s. w. Bei einer gleichen Anzahl oberer und unterer Molaren schliesst also deren Gesammtreihe stets im Oberkiefer. Vier Molaren in jeder Kinnlade scheint wohl das Maximum in der Classe der Säugethiere zu sein, welches nur bei wenigen Arten erreicht wird. Die Carnivoren mit ihrem wenig uniformen Gebiss geben wieder die besten Beispiele für die Gesetzlichkeit in den Veränderungen, wie sie am Ende der Zahnreihen auftreten. In den folgenden Schemata, so weit sie nur Molaren darstellen, ist deren Bezeichnung durch den Buchstaben *m* der Bequemlichkeit wegen weggelassen worden, und nur die Ziffern sind stehen geblieben.

Otocyon mit $\frac{\overset{1}{W}\ \overset{2}{W}\ \overset{3}{W}}{M_1\ M_2\ M_3\ M_4}$ hat das an Molaren zahlreichste Gebiss unter den Carnivoren. Owen[1]) gibt dieser Gattung sogar vier obere Molaren und bildet wenigstens die Alveole für *m* 4 ab, während bei Giebel[2]) dafür die Zahl 3 als die normale gilt. Das Material an Schädeln des Otocyon, welches den Zoologen zur Verfügung steht, ist leider ein so geringes, dass es sich noch nicht entscheiden lässt, welche Zahl massgebend ist, und ob nicht der obere *m* 4 bei Owen nur als ein ganz normaler Atavismus angesehen werden kann, wie ihn auch das Gesetz des Alternirens zulassen würde.

Durch den Wegfall des *m* 4 unten erhalten wir ein Gebiss, welches bei den gegenwärtig lebenden Carnivoren nicht mehr vorkommt. Erst der Wegfall auch von *m* 3 oben gibt uns die Formel für Canis: $\frac{\overset{1}{W}\ \overset{2}{W}}{M_1\ M_2\ M_3}$ oder für Ursus. Noch innerhalb der Gattung Canis stellt sich durch den ferneren Wegfall des *m* 3 unten eine neue Formel ein für C. alpinus[3]): $\frac{\overset{1}{W}\ \overset{2}{W}}{M_1\ M_2}$. Natürlich besteht neben dieser Veränderung in der Zahl auch eine solche in der Form der Zähne. *m* 2 oben wird ansehnlich kleiner, als bei den übrigen Hundearten,

---

[1]) Odontography. Atlas, Pl. 125, Fig. 5 Text, pag. 479.

[2]) Odontographie. Taf. IX Fig. 16 *a*.

[3]) = primaevus = rutilans.

Digitized by Google

und *m* 2 unten nimmt mehr die Gestalt und Kleinheit des verschwundenen *m* 3 an. Der Gang, den die individuelle Vermehrung oder Verminderung der Molaren bei Canis einschlägt, folgt dem hier beschriebenen Verhalten. Wir können sie allerdings nur bei dem domesticirten Vertreter der Gattung Canis, dem Haushunde, studiren. Durch die Anzahl von 345 Hundeschädeln in meiner Sammlung ist mir hinreichende Gelegenheit gegeben, die Abweichungen zu studiren, welche das Gebiss dieses Thieres aufweist.

Wie ich schon erwähnt habe, ist es nicht immer leicht bei domesticirten Thieren, namentlich bei dem Haushunde, zu entscheiden, ob gewisse Zähne von Hause aus gefehlt haben, oder ob sie durch Alter oder pathologische Vorgänge ausgefallen sind. Ich will bei dieser Gelegenheit nur solche Fälle berücksichtigen, in denen man annehmen kann, dass ein Zahn sich nicht entwickelt habe, und will also diejenigen weglassen, in denen möglicherweise besondere Umstände das Ausfallen bedingt haben. Bei dem Vorkommen überzähliger Molaren sind wieder nur die regulären derselben in Betracht gezogen. Unter meinen Hundeschädeln kommt *m* 4 unten auf beiden Seiten 6 mal, nur auf einer Seite 8 mal vor. *m* 3 ist oben auf beiden Seiten 3 mal, auf einer Seite 9 mal vorhanden. Unter den Schädeln, welche *m* 3 in beiden Oberkiefern besitzen, ist nur einer, welcher zugleich *m* 4 im Unterkiefer, aber nur auf einer Seite desselben, hat. Dieser Schädel zeigt also die grösste Zahl überzähliger Molaren. Der Fall, dass in jedem Kiefer zugleich ein überzähliger Molar sich befindet, ist mir noch nicht vorgekommen. Finden sich *m* 3 oben und *m* 4 unten nur auf einer Seite vor, so ist sie stets die gleichnamige. Davon liegen mir allerdings nur 2 Beispiele vor, aber keines vom Gegentheil.

Die Rassen, welche überzählige Molaren haben, sind meistens grössere. Es kommen unter ihnen vor der Hühnerhund, der Pudel, Bulldog, Neufundländer, Däne, Schäferhund, Windhund und eine Anzahl rassenloser Individuen. Wie man sieht sind die Fälle, in denen *m* 3 oben oder *m* 4 unten bei den Hunden auftritt, einander ziemlich gleich, während der Regel nach ein *m* 3 oben der häufigere sein müsste, da die alternirende Gesammtreihe mit *m* 4 unten schliesst. Ob ein zahlreicheres Material günstigere Resultate zeigen wird, bleibt abzuwarten.

Was das Fehlen einzelner Molaren betrifft, so ist zu bemerken, dass ich *m* 3 im Unterkiefer auf beiden Seiten zugleich 23 mal vermisse, bloss auf einer Seite 9 mal. *m* 2 und *m* 3 zugleich fehlen nur

Digitized by Google

1 mal, aber auf beiden Seiten. Wenn der ziemlich grosse Zahn *m* 2 im Oberkiefer fehlt, so liegt zunächst immer der Verdacht pathologischer Einflüsse vor, namentlich wenn die Molaren im entsprechenden Unterkiefer vollzählig sind. Doch habe ich auch zwei Schädel beobachtet, in denen *m* 2 in beiden Oberkiefern fehlte, ohne dass jedoch irgend eine Spur krankhafter Zustände an den Knochen zu entdecken gewesen wäre. Auch fehlte an diesen Schädeln *m* 3 in jedem Unterkiefer. Was die Rassen betrifft, so sind es fast durchgehends kleine und kleinste, denen Molaren fehlen. Spitze (sogenannte Isländer), Wachtelhunde, Affenpischer u. s. w. liefern das grösste Contingent. Aber auch bei dem Bulldog vermisse ich *m* 3 in jedem Unterkiefer 2 mal und *m* 2 im Oberkiefer jederseits 1 mal. Doch ist dieser Fall nicht ganz sicher, da ausserdem noch *m* 3 in jedem Unterkiefer vorhanden ist.

Auch die Form der Molaren erleidet mannigfache Veränderungen, die oft nur als geringere oder höhere Grade der Veränderungen in der Zahl angesehen werden können. Wenn z. B. ein *m* 4 im Unterkiefer auftritt, so zeigt nicht selten *m* 3 eine zweispitzige Form der sonst einfachen Wurzel. Zuweilen tritt dieser Umstand ein, ohne dass *m* 4 da ist. Dann ist gewissermassen der Rückschlag erst angedeutet. Wenn *m* 3 im Unterkiefer fehlt, dann zeigt oft *m* 2 einen verkümmerten Zustand, die Wurzel ist einfach und die wenig entwickelte Krone hat die Form wie bei *m* 3. Auch hierbei kann *m* 2 durch seine rudimentäre Gestalt, auch wenn *m* 3 wirklich vorhanden ist, den genealogischen Wegfall dieses Zahnes bereits anonciren. Auf das Genauere in der Formveränderung der Molaren soll hier nicht weiter eingegangen werden.

Die Schwankungen in der Zahnformel für den Hund sind schon oft Gegenstaud wiederholter Untersuchungen gewesen, ich darf nur an die Namen Blainville, Is. Geoffroy Saint-Hilaire, Gervais u. A. erinnern, und doch sind deren Resultate im Ganzen wenig verwerthbar, weil man sich begnügt hat, die Zahl der Backenzähne summarisch anzugeben, ohne zwischen Molaren und Praemolaren zu unterscheiden. Auch Toussaint[1]), der für einen Fall bei dem Windhunde die Formel der Backenzähne zu $\frac{7}{8}$ angibt, lässt es ganz unentschieden, ob die Vermehrung durch Praemolaren oder Molaren erfolgt ist. Bei

[1]) Des rapports qui existent, chez le chien entre le nombre des dents molaires et les dimensions des os de la face. (Comptes rendus. Paris 1876. pag. 754—756.)

Digitized by Google

Ursus ist *m* 3 unten, der letzte Zahn der Gesammtreihe, entschieden schwächer, als die übrigen Molaren. MIDDENDORFF[1]) beobachtete in einigen Fällen bei U. arctos, dass er wirklich fehlte, bald einerbald beiderseits. Sein Wegfall ergibt für Nasua $\frac{\overset{1}{W}\ \overset{2}{W}}{\underset{1}{M}\ \underset{2}{M}}$. Doch befindet sich unter den von mir in Brasilien gesammelten Schädeln der N. socialis (Berlin, anatom. Museum, No. 23934 ♂) ein Schädel, welcher in beiden Unterkiefern *m* 3 (also die Formel für Ursus) von bedeutender Grösse zeigt. Durch Wegfall des *m* 2 oben ergibt sich die Formel für Mustela: $\frac{\overset{1}{W}}{\underset{1}{M}\ \underset{2}{M}}$. Hier ist *m* 2 unten ein ziemlich rudimentärer Zahn, der auch bei dieser Gattung zuweilen fehlen kann. Ebenso vermisste ich ihn in dem Schädel einer Lutra (Berlin, anatom. Museum, Skelet 16557, irrigerweise als L. brasiliensis bezeichnet). Normal fehlt dieser Zahn unter den Mustelinen bei Ratelus: $\frac{\overset{1}{W}}{\underset{1}{M}}$. Vermehrung der Molaren bei dieser Familie ist mehrfach beobachtet worden und zeigt sich immer als das Auftreten des *m* 2 oben. NEHRING[2]) fand in einem diluvialen Schädel des Meles taxus von Westeregeln *m* 2 rechts oben und *m* 3 links unten, ja in einem Schädel derselben Species aus dem älteren Kalktuff von Königslutter diese überzähligen Zähne in allen vier Kiefern, was also in diesem Falle für Meles dieselbe Formel wie für Canis ergeben würde. Merkwürdig ist, dass mir bei einer grossen Anzahl von Schädeln des lebenden Dachses noch niemals diese Anomalie vorgekommen ist. Bei Foetorius Putorius scheint ein überzähliger *m* 2 oben nicht selten zu sein. Ich besitze mehrere Schädel dieser Species, die ihn zeigen, allerdings nur auf einer Seite und in rudimentärem Zustande. GIEBEL[3]) beobachtete ihn in beiden Oberkiefern zugleich, und wie aus der Abbildung l. c. hervorgeht in entwickelterer Form, als ich ihn gesehen habe. Unter den von mir in Bra-

---

[1]) Untersuchungen an Schädeln des gemeinen Landbären (Verhandl. d. mineral. Gesell. St. Petersburg 1851). pag. 61. (Im Separatabdr. pag. 55.)

[2]) Die quaternären Faunen von Thiede und Westeregeln etc. 1. Abthl. pag. 20 (aus dem Archiv für Anthropologie).

[3]) BRONN's Klassen und Ordnungen etc. Mammalia. Taf. XV. Fig. 3. In der Erklärung dieser Tafel wird der Schädel als Putorius typus bezeichnet, dagegen in dem Text, pag. 186, Anm. dem Nörz zugeschrieben. Die Form des Schädels zeigt einen Iltis.

Digitized by Google

silien gesammelten Schädeln der Lutra platensis (Berlin, anatom. Mus.) hat einer denselben Zahn in einem Oberkiefer, der bei der fossilen L. Valetoni[1]) normal vorhanden gewesen sein soll. Bei einem Ratelus aus den Bogosländern beobachtete HEUGLIN[2]) ein ähnliches Zähnchen *m* 2 in einem der beiden Oberkiefer.

Die geringste Anzahl Molaren haben unter den Carnivoren ausser dem schon erwähnten Ratelus, bekanntlich die Gattungen Hyaena und Felis: $\frac{1}{1}\frac{W}{M}$, bei denen zugleich *m* 1 im Oberkiefer bereits rudimentär geworden ist. Bei Hyaena wirkt er noch gegen den Talon des unteren *m* 1, bei Felis aber, wo dieser Talon fehlt, ist er ganz functionslos und also nicht mehr weit vom Wegfall. Doch scheint er hier nur sehr selten zu fehlen. Ich vermisse ihn bloss in einem Schädel der F. domestica. Vermehrung der Molaren ist bei Felis auch schon beobachtet worden. SCHLEGEL[3]) beschreibt und bildet ab einen unteren *m* 2 bei F. tigrina, der ein kleines Stiftchen mit abgerundeter Krone vorstellt und sich an den Hinterrand des vorhergehenden Zahnes dicht anlegt. MAGITOT, l. c. pag. 103, erwähnt einen Luchsschädel aus dem Pariser Museum, der im Unterkiefer (auf beiden Seiten?) einen ähnlichen *m* 2 hat. Schon BLAINVILLE citirt dieses Factum in seiner Ostéographie. Ich selbst besitze den Schädel einer F. pardalis, welcher wenigstens in einem Unterkiefer die gleiche Eigenthümlichkeit zeigt. Auch an dem Schädel einer F. domestica sehe ich einen ähnlichen Zahn, der aber nicht am Hinterende des *m* 1 steht, sondern mehr an seiner Innenseite. Dieser Zahn zeigt bei genauem Zusehen, dass seine Krone nicht einfach abgerundet ist, sondern vielmehr eine Eintheilung in zwei Spitzen, eine vordere und eine hintere aufweist. In einem zweiten Falle befindet sich ein ähnlicher Zahn an der Innenseite des *m* 1, aber ungefähr der Mitte desselben gegenüber. Der Zahn ist wesentlich grösser, als der im ersten Falle, und seine Krone ist deutlich in zwei zugespitzte Zacken getheilt, welche die Form des *m* 1 copiren. Ein solcher Zahn kann nur als irregulär angesehen werden, aber man sieht doch auch hier, wie schwer es ist, eine bestimmte Grenze zwischen regulären und irregulären Zahnformen zu ziehen.

---

[1]) Vergl. GERVAIS, Zoolog. et Palaeont. Françaises. Paris 1848—1852. Tom. III. Atlas. Pl. 22 Fig. 3.

[2]) Nov. Act. Acad. Leopold. XXIX pag. 20.

[3]) Proc. zool. Soc. London pag. 419.

Digitized by Google

Die Molaren der Herbivoren zeigen in der Regel keine Abnahme der Grösse nach hinten zu, da der Schwerpunkt der Kaufunction in das Hinterende der Zahnreihe fällt. Daher sind auch Vermehrung oder Verminderung in der Zahl der Zähne im Allgemeinen seltene Erscheinungen. Bei drei Molaren in jeder Kinnlade schliesst deren Gesammtreihe mit *m* 3 oben. Es sollte also ein überzähliger *m* 4 vorzugsweise im Unterkiefer auftreten. Doch wird diese Regel nicht immer befolgt. Zwar besitze ich einen Pferdeschädel, welcher in jedem Unterkiefer *m* 4 hat. Der Zahn ist ziemlich entwickelt, kommt aber kaum aus der Kinnlade hervor. Dagegen sah ich in der Sammlung meines Collegen, des Herrn Dr. CRAMPE, einen solchen Schädel, der *m* 4 in beiden Oberkiefern und im linken Unterkiefer besitzt. MAGITOT, l. c. Pl. V Fig. 9, bildet diesen Zahn aus dem linken Oberkiefer des Pferdes ab. Beim Schaf ist mir nur ein Fall bekannt geworden. In dem Schädel eines weiblichen Bergamasker[1]) finde ich *m* 4 in jedem Oberkiefer deutlich entwickelt. MAGITOT, l. c. Pl. V Fig. 10, gibt die Abbildung des linken Unterkiefers eines Schafes, welches nach der Erklärung der Tafel *m* 4 in jeder Kieferhälfte besitzen soll, l. c. pag. 105 wird jedoch mit Berufung auf die genannte Figur der überzählige Zahn bloss dem linken Unterkiefer zugeschrieben. In der Abbildung bemerkt man Nichts von einer Anomalie. Man sieht bloss den normalen *m* 3 in der gewöhnlichen dreitheiligen Form. Wenn der dritte Pfeiler dieses Zahnes als *m* 4 bezeichnet wird, so besässe *m* 3 bloss die beiden ersten Pfeiler und wäre gleich *m* 2. Dann aber ist wenigstens die Abbildung sehr ungenügend. RÜTIMEYER[2]) erwähnt *m* 4 in vollständiger Abbildung im Unterkiefer eines Lama, während sich im Oberkiefer hinter *m* 3 nur eine kleine Alveole für einen überzähligen Zahn vorfand.

Eine nicht geringe Unregelmässigkeit findet sich bei den überzähligen Molaren der Affen. Da bei den meisten Arten derselben drei Molaren in jedem Kiefer vorkommen, so sollte ein *m* 4 vorzugsweise dem Unterkiefer angehören. Dieser Fall ist jedoch der seltenere. MAGITOT[3]) führt einen Ateles pentadactylus mit 4 Molaren in jedem Kiefer der linken Seite an. Ein anderer Ateles besass *m* 4 bloss im linken Unterkiefer. Ein Exemplar des Cebus robu-

---

[1]) Zoolog. Mus. d. Akad. Proskau A 74.

[2]) Versuch einer natürl. Geschichte des Rindes. Zürich 1867. pag. 55.

[3]) l. c. pag. 101, nach BLAINVILLE, des anomalies dentaires, pag. 17.

Digitized by Google

stus[1]) hatte ihn in jedem Oberkiefer. Es wird dies derselbe Fall sein, den (nach GERVAIS) schon E. GEOFFROY SAINT-HILAIRE[2]) erwähnt, und BLAINVILLE[3]) abbildet. Wenn GIEBEL, l. c. pag. 228, angibt, dass bei Ateles pentadactylus und auch bei anderen Affen 7 Backenzähne in jeder Reihe beobachtet worden sind, so bezieht sich diese Bemerkung wahrscheinlich auf die eben erwähnten Fälle. Eine speciellere Literaturangabe ist an dem genannten Orte nicht vorhanden. Auch kann man nur vermuthen, es werde hier ein *m* 4 gemeint sein.

Bekanntlich hat Hapale unter den amerikanischen Affen nur 2 Molaren in jedem Kiefer, eine Form, die sich vollzogen hat wahrscheinlich durch einen Wegfall von *m* 3, zuerst oben und dann unten, wofür jedoch uns die lebenden Beläge fehlen, und die fossilen noch nicht gefunden worden sind. Bei Cebus fällt die Kleinheit des oberen *m* 3 auf.

Merkwürdigerweise scheinen die antropomorphen Affen häufig einen *m* 4 zu besitzen. GERVAIS[4]) führt einen Gorilla[5]) an, der im rechten Oberkiefer und in beiden Unterkiefern *m* 4 besitzt. MAGITOT, l. c. pag. 100, erwähnt 2 Gorilla-Schädel mit *m* 4 in jedem Oberkiefer. Den einen[6]) derselben bildet er auch l. c. Pl. V Fig. 8 ab. Ich selbst habe im Berliner anatomischen Museum bei einem Gorilla-Schädel das Gleiche bemerkt. BISCHOFF[7]) hat in drei Fällen 6 Backenzähne beim Orang-Utan und in einem Fall in beiden Unterkiefern eines Schimpanse *m* 4 beobachtet. Da mir die genannte Arbeit gegenwärtig nicht zugänglich ist, so kann ich darüber nur nach der Erinnerung urtheilen. Wahrscheinlich handelt es sich hier überall um das Vorkommen eines *m* 4. Ob bei dem Orang dieser Zahn sich oben oder unten befindet, ist mir nicht mehr erinnerlich. Auch die verschiedenen Jahresberichte, welche ich darüber vergleichen konnte, enthalten nichts Genaueres. Nur erinnere ich

---

[1]) MAGITOT l. c. pag. 101, nach BLAINVILLE l. c. pag. 18.

[2]) Cours sur l'Hist. des Mammifères. 10. leçon pag. 9.

[3]) Ann. d'Anat. et de Phys. Tom. I. pag. 300, pl. VIII Fig. 5.

[4]) Journal de Zoologie. Tom III 1874. pag. 164—166. Pl. VI Fig. 1—2.

[5]) Näher bezeichnet wird dieser Schädel durch die Worte »à la collection d'anatomie comparée du Muséum. Cat. 1866. No. 121«.

[6]) Bei dem zweiten Schädel findet sich die Angabe »Muséum d'hist. nat. de Paris, galerie d hist. nat., No. 121«. Ob die Gleichheit der Nummer in diesem und im vorhergehenden Falle bloss eine zufällige ist, lässt sich aus dem Citat nicht erkennen.

[7]) Sitzungs-Berichte der Münchener Akademie 1867. 1. pag. 283.

Digitized by Google

mich noch des Irrthums, in den BISCHOFF verfällt, wenn er meint, dass der Kiefer des Orang mit 6 Backenzähnen, würde er fossil gefunden, dieser Zahl wegen leicht einem amerikanischen Affen zugeschrieben werden könnte.

Die Molaren des Menschen stimmen der Zahl nach mit denen der Affen überein, nur ist bei jenem, als einem Hausthier, die Variabilität in derselben eine viel grössere. Die Literatur darüber dürfte wohl kaum übersehbar sein. Doch liefert sie für eine zoologische Verwerthung, wie schon oben bemerkt wurde, wenig Material. Da gewöhnlich alle irregulären Molaren von den regulären bei Zahlangaben nicht getrennt werden, will ich nur einige Beispiele, die auch durch Abbildungen illustrirt sind, erwähnen. MAGITOT, l. c. Pl. V Fig. 1, führt den Schädel (ohne Unterkiefer) eines Kalmücken an mit *m* 4 auf beiden Seiten. Nach den Alveolen zu schliessen, ist dieser stark entwickelt gewesen. In Fig. 2—3 l. c. wird der Unter- und Oberkiefer eines Negers abgebildet, der auf beiden Seiten, oben und unten, *m* 4 zeigt. Der Zahn ist überall, wenn auch nicht gleichmässig, kleiner als die übrigen Molaren. Fig. 5 stellt den rechten Oberkiefer eines nicht näher bezeichneten Schädels vor, in welchem sich an die Hinterseite des *m* 2 zwei Molaren neben einander anlehnen, von denen der Verfasser den kleineren äusseren als den überzähligen bezeichnet, doch lässt sich diese Annahme aus der Form der Zähne wohl kaum beweisen. Vielleicht könnte aus dem Anschluss des Unterkiefers an den Oberkiefer eher ein Urtheil abgeleitet werden.

Verringerung der Zahl der Molaren bei dem Menschen ist nicht selten. Ich führe bloss an, dass in dem jüngeren der beiden von mir gesammelten Coroadoschädel[1]) *m* 3 rechts oben vollständig fehlt, und der enge Raum hinter *m* 2 lässt vermuthen, dass der Zahn sich niemals entwickelt hat. Links ist *m* 3 vorhanden, aber nur als ein kleines rundliches Zähnchen. Im Unterkiefer verhielten sich die Molaren normal. Der Schädel des älteren Coroado lieferte keinen sicheren Aufschluss über das Vorkommen des *m* 3 im Oberkiefer. In seinem Unterkiefer, namentlich auf der linken Seite, ist dieser Zahn etwas kleiner, als er bei uns zu sein pflegt. Es scheint, dass bei dem Menschen, wie es das Gesetz des Alternirens verlangt, der obere *m* 3 häufiger fehlt als der untere. Dies scheint auch aus einer

[1]) Zeitschrift für Ethnologie Bd. II. 1870. pag. 198.

Digitized by Google

Aeusserung bei MAGITOT[1]) hervorzugehen. Wenig bekannt ist, dass RENGGER[2]) an mehreren Negerschädeln mit 6 Backenzähnen auf jeder Seite in dem Museum zu Frankfurt die Beobachtung gemacht zu haben glaubte, der dritte Backenzahn und nicht der sechste sei der überzählige. Er glaubte hierin ein Merkmal gefunden zu haben, durch welches sich die schwarze Menschenrasse von der weissen unterscheide, wie der neuweltliche Affe von dem altweltlichen.

In Betreff der Molaren unterscheiden sich also Mensch und Affe nicht.

Praemolaren. Bei der überwiegend grössten Mehrzahl der Säugethiere verjüngt sich die Reihe der Praemolaren, hier immer durch »*p*« bezeichnet, nach vorn zu, daher auch ihr vorderes Ende ein sehr variables ist, während das hintere Ende durch die Anlehnung an die Molaren immer einen unveränderlichen Anfangspunkt gewährt. Es empfiehlt sich deswegen auch bei Feststellung der Homologie der Praemolaren die Zählung derselben von hinten nach vorn[3]). Nicht immer jedoch ist das Vorderende der einzige variable Punkt. Zuweilen bildet sich auch ein solcher in der Reihe der Praemolaren selbst. Wenn bei breiten Kronen der Molaren zugleich sehr starke Eckzähne in den Kinnladen vorkommen, die Praemolaren also sich zwischen die genannten Zähne wie zwischen zwei starke Eckpfeiler einkeilen, so mag darin vielleicht ein Grund zu suchen sein, wenn in der Reihe der Praemolaren selbst neue, gewissermassen secundäre Endpunkte auftreten, wie dies LECHE[4]) für die Chiropteren überzeugend nachgewiesen hat.

Die Praemolaren der Carnivoren liefern uns ein Beispiel von der Abnahme der Zahnreihe an deren vorderem Ende. Da die Gesammtreihe der alternirenden Molaren stets im Unterkiefer anfängt, so muss das hintere Ende der Praemolaren immer im Oberkiefer beginnen. Es lautet daher ihre Formel für Canis $\overset{4}{\underset{4}{\wedge}}\ \overset{3}{\underset{3}{\wedge}}\ \overset{2}{\underset{2}{\wedge}}\ \overset{1}{\underset{1}{\wedge}}$, wobei *p* 1 den hintersten Praemolar in jedem Kiefer bezeichnet.

---

[1]) l. c. pag. 77. ». . . . . la suppression des germes des dents de sagesse supérieures concorde quelquefois avec le même phénomène à la mâchoire inférieure.«

[2]) Reise nach Paraguay. Aarau 1835. pag. XXXVI.

[3]) Hensel, Ueber Hipparion mediterraneum. Berlin, 1861. pag. 79.

[4]) Studier öfver mjölkdentitionen och tändernas Homologier hos Chiroptera. Lund 1876. (Lunds Univ. Årsskrift, Tom XII, 1875) und im Auszuge in Troschels Archiv f. Nat. XXXXIII. Bd. 1. Zur Kenntniss des Milchgebisses und der Zahnhomologien bei Chiroptera. (Lunds Univ. Årsskrift. Tom. XIV.)

Digitized by Google

Wieder ist es der Haushund, der uns in der Gattung Canis die meisten Varianten in der Zahl der Praemolaren aufweist. Unter der früher angegebenen Zahl meiner Hundeschädel finden sich deren 12, welche einen Praemolar p 5 besitzen und zwar haben ihn 11 im Oberkiefer, davon 3 nur in der linken, 7 auf der rechten Seite und einer in beiden Oberkiefern. Ein einziger besitzt ihn im Unterkiefer und zwar auf der linken Seite. Meistens zeigen ihn grössere oder auch mittlere Hunderassen, kleinere gar nicht. Da das vordere Ende der Gesammtreihe der alternirenden Praemolaren im Unterkiefer liegt, so ist also die grössere Häufigkeit einer Wiederkehr des p 5 im Oberkiefer gerechtfertigt.

Viel häufiger ist eine Verminderung der Zahl der Praemolaren bei dem Haushunde. Den Zahn p 4 vermisse ich übrigens bei meinen Hundeschädeln nur 2 mal in allen 4 Kiefern. In 4 Schädeln fehlt er in den beiden Unterkiefern und zugleich in einem Oberkiefer. Ebenso oft fehlt er in beiden Unterkiefern und 9 mal in einem Unterkiefer allein. Dagegen vermisse ich ihn 5 mal in beiden Oberkiefern zugleich und 4 mal in je einem Oberkiefer. Wie man sieht, fehlt p 4 zwar in der Mehrzahl der Fälle im Unterkiefer, allein diese Mehrzahl ist doch zu unbedeutend um den Anforderungen des Alternirens der Gesammtreihe hinreichend zu entsprechen.

Mangel der Praemolaren kommt, wie man voraussetzen kann, am häufigsten bei kleinen Rassen vor. Wachtelhunde, Spitze, Pinscher u. A. stellen das zahlreichste Contingent, seltener schon Schäferhunde oder Rassen von deren Grösse. Oft fehlen p 4 und m 3 in denselben Schädeln, und unter den oben gezählten Schädeln mit Praemolarenmangel finden sich nicht selten die Hunde wieder, deren Schädel schon das Fehlen der letzten Molaren gezeigt hatten. Fehlt p 4 bei grossen Rassen, so ist es gewöhnlich fraglich, ob dieser Mangel nicht dem Greisenalter oder pathologischen Vorgängen zuzuschreiben ist.

Hier ist der Ort, noch einer Eigenthümlichkeit Erwähnung zu thun, der man im Gebiss des Haushundes nicht selten begegnet. Oft fehlen nämlich einzelne Praemolaren aus deren Mitte heraus bei sonst kräftigen und erwachsenen Hunden, bei denen wahrhaft senile Erscheinungen nicht weiter zu beobachten sind. Mitten in der Reihe tritt eine grosse Lücke auf, die der Grösse des vermissten Praemolars entspricht. Der Knochen selbst ist nicht glatt und unversehrt, sondern zeigt eine gewisse Rauhigkeit und Unregelmässigkeit der Oberfläche, wie sie sich zu finden pflegen, wenn die Alveolen ausgefallener Zähne verschwunden sind, oder stehengebliebene Wurzeln

Digitized by Google

allmälig resorbirt wurden. Der erste Gedanke, der sich bei Betrachtung solcher Stellen aufdrängt, ist der, dass die Krone des betreffenden Praemolars durch irgend eine Gewalt, vielleicht durch Beissen auf harte Gegenstände, zertrümmert und die Wurzeln nachträglich resorbirt wurden. Beobachtungen an lebenden Hunden haben mich die nähere Ursache jener Erscheinung finden lassen. Ich beobachtete nämlich bei Hunden, die ich selbst jung aufzog, dass zuweilen der eine oder der andere Backenzahn der ersten Zahnung zu der gewöhnlichen Zeit nicht gewechselt worden ist, während die übrigen Zähne durch die Praemolaren ersetzt wurden. Die betreffenden Milchzähne blieben dann noch längere Zeit innerhalb der zweiten Zahnung stehen, bis sie dann vielleicht durch einen heftigen Biss, dessen Gewalt die schwachen Wurzeln nicht widerstehen konnten, ausbrachen und verschwanden. Nach meinen Beobachtungen fand dies im zweiten, höchstens dritten Jahre statt. Ich glaube daher, dass wenn einzelne Praemolaren hinter $p\,4$ fehlen, die Lücke eine Zeit lang durch den entsprechenden Milchzahn ausgefüllt wurde, und der fehlende Praemolar sich in diesem Falle niemals entwickelt hat. Es hat ein gewisses Interesse die Häufigkeit des Fehlens für die einzelnen Praemolaren zu ermitteln. Ich füge daher noch Folgendes an. Im Oberkiefer habe ich $p\,1$, den grossen »Reisszahn«, bei allen meinen Hundeschädeln niemals vermisst. Es fehlt aber auf der linken Seite $p\,2$ 4 und $p\,3$ 10 mal und auf der rechten Seite $p\,2$ 3 und $p\,3$ 12 mal, während auf beiden Seiten zugleich die Lücke für $p\,2$ 1 mal und für $p\,3$ 8 mal vorhanden ist. Im Unterkiefer vermisse ich links $p\,1$ 18, $p\,2$ 3 und $p\,3$ 14 mal, während rechts diese Zähne 10, 2 und 15 mal fehlen. Auf beiden Seiten zugleich fehlt $p\,1$ 8, $p\,2$ 2 und $p\,3$ 11 mal. Dafür, dass eine Lücke in der Reihe der Praemolaren anfangs durch einen stehengebliebenen Milchzahn ausgefüllt wurde, sprechen noch die Fälle, in denen man noch den Milchzahn wirklich bestehend vorfindet, und zwar sehe ich im Oberkiefer statt $p\,3$ noch $d\,3$ auf beiden Seiten 1, und rechts 1 mal. Im Unterkiefer finde ich 1 mal (links) $d\,1$ statt $p\,1$, und rechts $d\,2$ 2 mal und links 1 mal, statt $p\,2$ sehe ich $d\,3$ rechts 4 mal, links 2 mal und auf beiden Seiten zugleich 2 mal stehengeblieben. Unter diesen Fällen befanden sich 1 mal alle 3 Milchzähne im linken Unterkiefer vor. Ich glaube, dass man alle diese Fälle stehengebliebener Milchzähne unter die fehlender Praemolaren rechnen kann [1]).

[1]) In neuester Zeit ist das Vorkommen stehenbleibender Milchzähne bei dem

Digitized by Google

Von grosser Wichtigkeit ist es, damit die an verwandten wilden Thieren gefundenen Resultate zu vergleichen, besonders was das Vorkommen überzähliger Zähne betrifft, denen oben eine atavistische Bedeutung beigelegt wurde. Bei Canis lupus finden sich in 27 Schädeln meiner Sammlung überzählige Molaren nicht vor. Von Praemolaren kommt p 5 nur 1 mal rechts oben und 1 mal links unten vor. Ausserdem findet sich noch einmal ein überzähliger Praemolar im rechten Oberkiefer vor, der aber in seiner unregelmässigen Gestalt von den benachbarten Zähnen so sehr abweicht, dass man ihn als irregulär ansehen muss. Ebenso selten fehlen einzelne Backenzähne im Unterkiefer. m 3 vermisse ich 2 mal auf der linken und 1 mal auf der rechten Seite. p 4 fehlt 1 mal links, aber gewiss erst durch Resorption der Wurzel, da die Stelle, an welcher der Zahn gestanden haben wird, noch sehr rauh ist. Einen einzigen Wolfsschädel (aus Oberschlesien), der später durch Zufall vernichtet wurde, habe ich gesehen mit m 3 im rechten Oberkiefer. Der ungewöhnlich kleine Schädel (190 mm Basilarlänge) hatte ausserdem noch einen etwas vorstehenden Unterkiefer.

Dieselbe Beständigkeit der Zahnformel findet sich auch bei Canis vulpes. Unter 142 Schädeln meiner Sammlung bemerke ich folgende Varianten. Von überzähligen Zähnen kommt allein p 5 vor, und zwar nur 1 mal im linken Oberkiefer. Fehlen der Zähne kommt öfter vor. m 3 vermisse ich 5 mal in jedem Unterkiefer zugleich, 3 mal im linken allein. p 4 fehlt 2 mal im linken und 1 mal im

---

Haushunde von Ivan Sahlertz in Kopenhagen (Carus, Zoologischer Anzeiger, 1878. pag. 338—340) beschrieben worden. Derselbe fand in 2 Hundeschädeln, dass die Milchreisszähne in beiden Oberkiefern, also d 2, bei allen Hunden stehen geblieben waren, sich also p 2 nicht entwickelt hatte, während ich, wie oben gesagt wurde, bei meinen Schädeln immer nur die Lücke vorgefunden habe, in die p 2 nicht eingetreten war. Vielleicht waren die Ernährungsverhältnisse jener beiden Hunde so beschaffen, dass sie wenig Gelegenheit hatten, harte Knochen zu zerbeissen, und sich also auch die stehengebliebenen Milchzähne längere Zeit hindurch unversehrt erhalten konnten. Der zweite Schädel besass ausserdem noch vor dem vordersten Backenzahn einen überzähligen Zahn. Der Verf. deutet diesen »als vordersten Milchlückenzahn, welcher sich sonst gewöhnlich nicht entwickelt und nach Owen nur als schnell zu Grunde gehende Anlage existirt, hier eine bedeutende Grösse erreicht hat und während der ganzen Lebenszeit des Thieres vorhanden geblieben ist.« Der vorderste Milchlückenzahn müsste aber d 4 sein, der niemals existirt, auch nicht »als schnell zu Grunde gehende Anlage«, und der durch den vorhandenen p 4 ersetzt werden würde. Der überzählige Zahn ist vielmehr der oben von mir als p 5 gedeutete.

Digitized by Google

rechten Oberkiefer, 1 mal in jedem, 2 mal im linken und 2 mal im rechten Unterkiefer allein. Das Hallesche Museum besitzt nach GIEBEL [1]) einen Corsacschädel, dem im Unterkiefer (auf beiden Seiten?) $p\,4$ fehlt. Für andere Hundearten fehlt mir das genügende Material. Namentlich muss man es bedauern, über den Schakal nichts Genaueres zu wissen, aber der Schädel dieses gemeinen Thieres ist in allen Sammlungen nur eine Seltenheit.

Höchst wichtig ist die Thatsache, welche sich aus der Vergleichung der den Hund, Wolf und Fuchs betreffenden Daten ergibt, dass nämlich, wie schon oben bemerkt wurde, bei dem Hausthier überzählige Zähne weit häufiger vorkommen, als bei den verwandten wilden Arten. Wenn reguläre überzählige Zähne als reine Atavismen angesehen werden sollen, so müsste der Haushund als Species die kürzeste Vergangenheit haben, während Wolf und Fuchs einer viel älteren Vergangenheit sich rühmen könnten, eine Hypothese, welche nach meiner Ueberzeugung durch Nichts gerechtfertigt wird. Vielmehr kommt wieder hier der Einfluss der Domestication ins Spiel. Diese verhält sich ungefähr zu dem Charakter einer wilden Species, wie die Vererbungskraft eines rasselosen Hausthieres zu derjenigen einer constanten Rasse. Wenn einem Individuum constanter Rasse etwas Blut einer zweiten, ebenso constanten Rasse beigemengt ist, so wird dieses Blut bei einer Paarung mit einer Rasse von gleicher Constanz vielleicht niemals zur Aeusserung kommen, wohl aber bei der Paarung mit einem rasselosen Individuum.

Die Gattungen der Musteliden wechseln sehr in der Zahl der Praemolaren. Mustela besitzt deren 4 in jeder Kinnlade. Wir erhalten also die Formel $\overset{4}{\underset{4}{\wedge}}\ \overset{3}{\underset{3}{\wedge}}\ \overset{2}{\underset{2}{\wedge}}\ \overset{1}{\underset{1}{\wedge}}$, wobei $p\,4$ in dem Unterkiefer die Gesammtreihe schliesst und der nächste am Verschwinden ist. Dies ist der Fall bei Lutra mit $\overset{4}{\vee}\ \overset{3}{\vee}\ \overset{2}{\vee}\ \overset{1}{\vee}$ $\underset{3}{\wedge}\ \underset{2}{\wedge}\ \underset{1}{\wedge}$. Fehlt auch $p\,4$ im Oberkiefer, so erhalten wir die Gattung Foetorius mit $\overset{3}{\vee}\ \overset{2}{\vee}\ \overset{1}{\vee}$ $\underset{3}{\wedge}\ \underset{2}{\wedge}\ \underset{1}{\wedge}$ und der geringsten Zahl der Praemolaren bei den Mustelinen. Dabei ist aber $p\,3$ im Unterkiefer z. B. bei F. putorius nicht selten einwurzlig und fehlt auch in seltenen Fällen ganz. Bei Galictis vittata

[1]) BRONN's Klassen und Ordnungen etc. Mammalia 1876. pag. 196.

Digitized by Google

beobachtete BURMEISTER [1]), dass der erste kleine Lückenzahn, also p 3, oft fehlte, besonders im Oberkiefer. Die von mir untersuchten Schädel zeigten diesen Mangel nicht. Eine zweite Reihe der Musteliden beginnt mit Meles taxus, der dieselbe Zahl der Praemolaren hat wie Mustela. Doch ist im Gebiss selbst der Unterschied vorhanden, dass das Kleinerwerden der Zähne nach vorn zu kein so gleichmässiges ist wie dort, und p 4 in jedem Kiefer sich als ein kleines Zahnstiftchen zwischen p 3 und den Eckzahn einschiebt. Dieses Verhalten ist noch nicht statistisch festgestellt [2]). Ich theile daher Folgendes darüber mit. Unter 36 Schädeln meiner Sammlung haben nur sechzehn p 4 in allen 4 Kiefern, sieben in jedem Unterkiefer und zwei in keinem Kiefer. In den übrigen Fällen fehlt p 4 bald rechts oder links, bald oben oder unten. Auch ist es zuweilen zweifelhaft, ob nicht in einzelnen Fällen das Fehlen des Zahnes als senil aufzufassen ist. Dass dies immer der Fall sei, wie manchmal behauptet [3]) wird, ist ein Irrthum. Unter den Schädeln mit stellenweisem Mangel des p 4 sind nicht wenige, die von jungen Thieren herrühren, deren zweite Zahnung kaum vollendet ist, und bei denen daher von einem senilen Ausfall der Zähne gar nicht die Rede sein kann. Ich hatte schon früher, obgleich, wie es scheint, ohne Erfolg, darauf aufmerksam gemacht [4]). Bemerkenswerth ist die Anomalie, welche sich bei Veränderungen der Zahnformel des Dachses kundgibt. Der Regel nach müsste p 4 im Unterkiefer zuerst in Wegfall kommen, statt dessen fehlt dieser Zahn häufiger im Oberkiefer. Ganz entsprechend dieser Unregelmässigkeit kommt bei Taxidea mit 3 Praemolaren in jedem Kiefer, wie BAIRD [5]) angibt, zuweilen in der Jugend (?) ein p 4 im Unterkiefer vor, während man ihn im Oberkiefer erwarten sollte. Dieselbe Formel hat die Gattung Mephitis. Ueberzählige Praemolaren sind bei dieser Species, so viel mir bekannt, nicht beobachtet worden. Durch eine Unregelmässigkeit im Alterniren der Praemolaren, also durch Wegfall des p 3 im Oberkiefer, erhalten wir die Gattung Thiosmus mit $\overset{2}{\underset{3}{\wedge}}\ \overset{1}{\underset{2}{\wedge}}\ \overset{1}{\underset{1}{\wedge}}$.

[1]) Reise durch die La Plata Staaten. Bd. II. Halle 1861. pag. 409.

[2]) Die Arbeit von MOSELEY und LANCASTRR, On Nomenclature of Mammalian teeth and on the dentition of the mole and the badger (HUMPHRY, Journal of Anat. and Phys. Vol. III. Plt. II Fig. 5 und 6) ist mir nicht zugänglich gewesen.

[3]) GIEBEL, l. c. Mammalia. 1876. pag. 184.

[4]) Ueber Hipparion mediterraneum. Berlin 1860. pag. 70.

[5]) North American Mammals. 1857. pag. 201.

Digitized by Google

Baird [1]) hat einen Schädel des Thiosmus mesoleucus abgebildet, der in jedem Oberkiefer als Ausnahme noch p 3 enthält, und Burmeister, l. c. pag. 410, erwähnt von T. patagonicus, dass ein vorderster, sehr kleiner Lückenzahn in der Regel fehlt, sagt aber nicht, von wem diese Beobachtung herrührt. Coues [2]) erwähnt, dass der vorderste Praemolar des Unterkiefers, also p 3, zuweilen fehlt. Dann hiesse die zukünftige Formel der Gattung $\frac{\overset{2}{V}\ \overset{1}{V}}{\underset{2}{\Lambda}\ \underset{1}{\Lambda}}$ und hätte die geringste Zahl der Praemolaren, die wir bei einem Raubthier kennen, mit Ausnahme von Ursus spelaeus oder U. arctos für den Fall, dass hier die vorderen 3 Praemolaren ganz fehlen [3]).

Die Gattung Hyaena mit $\frac{\overset{4}{V}\ \overset{3}{V}\ \overset{2}{V}\ \overset{1}{V}}{\underset{3}{\Lambda}\ \underset{2}{\Lambda}\ \underset{1}{\Lambda}}$ bildet auch in den Praemolaren den Uebergang von Canis zu Felis. Merkwürdig ist, dass im Gebiss der Hyäne p 4 im Unterkiefer fehlt, und der darauf folgende Zahn p 3 noch eine verhältnissmässig bedeutende Entwicklung zeigt. Gleichwohl ist mir kein Fall bekannt von einem atavistischen Vorkommen des p 4 bei dieser Gattung. Vielleicht ist auch nur das spärliche Vorkommen der Hyänenschädel in unseren Museen schuld, die sich nicht selten begnügen, ihr Material den Menagerien und zoologischen Gärten zu entnehmen, in denen bekanntlich die Hyänen besonders lange und oft bis zur äussersten Entstellung des Gebisses und Skeletes ausdauern.

Der eigentliche Charakter des Feliden-Gebisses beginnt erst bei der Gattung Cryptoprocta mit $\frac{\overset{3}{V}\ \overset{2}{V}\ \overset{1}{V}}{\underset{3}{\Lambda}\ \underset{2}{\Lambda}\ \underset{1}{\Lambda}}$. Die grosse Seltenheit der Schädel der C. ferox in unseren Museen gestattet noch nicht, die Grenze des Variirens festzustellen. Alph. Milne Edwards [4]), der 2 Schädel dieser Species beschreibt, fand bei beiden p 4 in einem der Oberkiefer und, wenigstens bei dem jüngeren Exemplar, auch in einer Unterkieferhälfte, allerdings nur noch in rudimentärem Zustande. Es wäre sehr wichtig, wenn die wenigen in öffentlichen Museen befindlichen Schädel alle auf ihr Gebiss untersucht würden, damit man erkennen könnte, bis zu welchem Grade die Gebissformel eine constante sei. Wir haben so selten Gelegenheit, eine Spe-

[1]) l. c. pag. 192. Pl. XXXIX.
[2]) Fur-bearing animals. Washington 1877. pag. 192.
[3]) Vergl. Hensel, Zahnformel der Gattung Sus. Dresden 1875. pag. 19.
[4]) Annal. des sc. nat. 1876. Pl. VIII Fig. 3, 5—6.

Digitized by Google

cies zu studiren, welche sich gerade in der Periode befindet, in der sie eine Abänderung der Zahnformel erleidet, wie ich dies oben für Meles taxus und früher für Galictis babara[1]) nachgewiesen und für Thiosmus wenigstens als möglich hingestellt habe.

Durch Wegfall des p 3 im Unterkiefer erhalten wir für Felis die Formel der Praemolaren: $\frac{\overset{3}{V}\ \overset{2}{V}\ \overset{1}{V}}{\underset{2}{\Lambda}\ \underset{1}{\Lambda}}$, in der p 3 im Oberkiefer sehr klein und dem Wegfall nahe ist, was dann für die Abtheilung der Luchse die Formel $\frac{\overset{2}{V}\ \overset{1}{V}}{\underset{2}{\Lambda}\ \underset{1}{\Lambda}}$ gibt. Wieder ist es unter den Katzen ein Hausthier, F. domestica, die uns die meisten Beispiele für das Variiren der Zahl der Praemolaren liefert. Unter 252 Schädeln der Hauskatze in meiner Sammlung fehlt p 3 in beiden Oberkiefern zugleich 6 mal und auf einer Seite 1 mal, 2 mal ist d 3 in beiden Oberkiefern zugleich vorhanden, und zwar bei erwachsenen Thieren, so dass also ein Ersatz dieser Zähne durch p 3 nicht stattgefunden hat. Bei wilden Katzenarten mag dieser Zahn auch zuweilen fehlen. Ich vermisse ihn in dem Schädel eines jungen Tigers, dessen Eckzähne noch nicht geschlossene Wurzeln besitzen. In einem Schädel der F. marmorata im Berlin. zoolog. Mus. fehlt er auf beiden Seiten. In der Sammlung des königl. Bergamts zu Berlin befindet sich der recente Schädel der Felis catus, angeblich aus der Höhle von Balve, dem p 3 in jedem Oberkiefer fehlt. Bei F. guigna[2]) scheint dies sogar Regel zu sein, ohne dass jedoch diese Art zu den Luchsen zu rechnen wäre. Auch bei F. pajeros (Hensel, l. c. pag. 76) finde ich in den beiden einzigen Schädeln, die mir von dieser Art bekannt sind, p 3 in den Oberkiefern nicht vor. Dazu kommt, dass der folgende Zahn p 2 in beiden Schädeln eine hohe Vorderkante ohne Basalspitze besitzt, welches Merkmal in Verbindung mit dem Fehlen des p 3 für die Luchse charakteristisch ist. Man wird dadurch also wohl genöthigt, F. pajeros in die Gruppe derselben zu bringen, wofür auch der ziemlich kurze Schwanz dieser Species spricht.

Ueberzählige Praemolaren sind bei der Hauskatze ebenfalls nicht selten, doch ist dabei eine Unregelmässigkeit zu verzeichnen. Zunächst sollte p 3 im Unterkiefer auftreten, aber häufiger ist p 4 im

---

[1]) Säugethiere Südbrasiliens. Berlin 1872. pag. 83.

[2]) Vergl. Hensel l. c. pag. 74.

Digitized by Google

Oberkiefer. Ich finde diesen Zahn auf beiden Seiten zugleich 4 mal, rechts 2 mal und links 1 mal. Ob ihm ein Milchzahn vorhergeht, wie bei p 3, konnte ich nicht ermitteln. Bei wilden Arten wird p 4 im Oberkiefer jedenfalls selten sein, doch bildet BAIRD[1]) einen Schädel der F. eyra ab, der ihn auf der linken Seite zeigt. Im Unterkiefer erscheint, wie schon gesagt, p 3 seltener. Ich finde ihn auf beiden Seiten zugleich 1 mal, rechts 1 mal und links 1 mal. In dem letzteren Falle stellt er ein kleines Zähnchen vor, welches in der Mitte zwischen p 2 und dem Eckzahn liegt. Hier könnte man zweifelhaft sein, ob der Zahn wirklich als p 3 zu deuten sei. Allein in dem zweiten Falle ist er ein wenig grösser und liegt näher an p 2. In dem ersten Falle endlich, in welchem er in beiden Unterkiefern vorkommt, liegt der Zahn dicht vor p 2 und passt in der Grösse so genau zu diesem, dass Niemand ihn für einen überzähligen halten würde. Bei wilden Species habe ich ihn in dem Schädel einer F. concolor, Berlin. anatom. Mus. No. 3678 in jedem Unterkiefer gefunden, wo er ein kleines Zähnchen, in kurzer Entfernung vor p 2, ist. Auch sah ich ihn in beiden Unterkiefern eines Schädels des Frankfurter Museums. Doch weiss ich mich nicht mehr zu erinnern, ob dieser als zu F. maniculata oder zu F. catus fer. gehörig, bezeichnet war. Bekanntlich gibt es eine Felis tetraodon, abgebildet von BLAINVILLE[2]), deren Unterkiefer eine Alveole für p 3 näher dem Eckzahn als an p 2 zeigt. Ob nun dieser Zahn constant oder überzählig ist, lässt sich bei der Seltenheit der Ueberreste nicht entscheiden.

Bisher wurden nur solche Veränderungen der Zahnformel betrachtet, welche an dem freien, hier vorderen Ende der Zahnreihe auftreten. Es mögen nun auch einige Beispiele folgen für solche Fälle, in denen diese Veränderungen die ursprüngliche Gesammtreihe unterbrechen. Das bekannteste Beispiel dafür liefert die Gattung Ursus. Da ich die Zahnformel dieser Gattung an einem anderen Orte[3]) behandelt habe, so kann ich sie hier übergehen. Einen zweiten Fall liefert die Gattung Simocyon A. Wagner[4]). Dieselbe besitzt nämlich in jedem Kiefer nur 2 Praemolaren: $\frac{\overset{4}{\wedge}\ 0\ 0\ \overset{1}{\wedge}}{\underset{4}{\wedge}\ 0\ 0\ \underset{1}{\wedge}}$, die

[1]) Mammals of the Boundary (Unit. Stat. and Mexican.) Pl. 13 Fig. 2.

[2]) Ostéographie. Atlas. Vol. II. Pl. Feles fossiles.

[3]) Zahnformel für die Gattung Sus. pag. 18.

[4]) HENSEL, Ueber einige Säugethierarten von Pikermi. Monatsberichte der Berliner Akademie 1862. pag. 563.

Digitized by Google

von mir als p 1 und p 4 gedeutet worden sind. Diese beiden Zähne sind durch eine grosse Lücke von einander getrennt, in welche also p 2 und p 3 eingetragen werden müssten. Der schon früher von KAUP beschriebene Gulo diaphorus, im Jahre 1861 von ihm zur Gattung Amphalopex erhoben, besitzt bei einem ganz ähnlichen Gebiss alle 4 Praemolaren. In der That ist die Aehnlichkeit so gross, dass man den Amphalopex als Vorläufer des Simocyon, und somit die Formation von Pikermi, verglichen mit der von Eppelsheim, als die jüngere ansehen muss. Sehr interessant wäre es durch das Auffinden der Zwischenstufen die Art und Weise kennen zu lernen, in welcher jene Umwandlung stattgefunden hat. Entweder sind die zu ergänzenden Zähne allmälig immer kleiner geworden, haben zuletzt eine minimale Entwicklung erreicht und sind endlich ganz verschwunden, also ein Vorgang, der sich gegenwärtig bei Ursus vollzieht, oder es ist hier an den Fall zu denken, der oben im Gebiss der Gattung Canis erwähnt wurde, d. h. es sind ursprünglich d 2 und d 3 in Function gewesen, wurden aber nicht durch p 2 und p 3 ersetzt, die in ihrer Entwicklung gehemmt worden sind. Allmälig mögen auch jene Milchzähne sich nicht mehr entwickelt haben, so dass nun jeder Kiefer im praemolaren Theil die grosse Lücke aufweist, welche vorhin im Gebiss des Hundes erwähnt wurde. Die erste Erklärung dürfte wohl die meiste Berechtigung besitzen, während die zweite schon hart an das pathologische Gebiet streift.

Praemolaren der Herbivoren. Die Ungulaten, welche hierbei in erster Linie stehen, zeigen trotz der unendlichen Mannigfaltigkeit ihrer Genera doch eine auffällige Constanz in der Zahl der Praemolaren. Für die Imparidigitata handelt es sich zunächst um das Vorkommen oder Verschwinden des p 4 bei Equus, worüber ich an einem andern Orte [1]) gesprochen habe. Bei den Paridigitaten besteht für die Selenodonten [2]) im Allgemeinen die Formel $\overset{4}{\underset{4}{\text{V}}}\ \overset{3}{\underset{3}{\text{V}}}\ \overset{2}{\underset{2}{\text{V}}}\ \overset{1}{\underset{1}{\text{V}}}$, aus welcher die der Ruminaten mit $\overset{3}{\underset{3}{\text{V}}}\ \overset{2}{\underset{2}{\text{V}}}\ \overset{1}{\underset{1}{\text{V}}}$ durch Wegfall von p 4 abzuleiten ist, und zwar würde man dabei diesen Zahn zuerst im Unterkiefer und darauf im Oberkiefer als wegfallend denken können.

---

[1]) Zahnformel für die Gattung Sus etc. pag. 26.

[2]) W. KOWALEVSKY, Monographie des Genus Anthracotherium. Kassel 1873. pag. 152.

Digitized by Google

Diese Voraussetzung muss wesentliche Ausnahmen erleiden. Das noch immer ziemlich räthselhafte Genus Dorcatherium Kaup soll $p\,4$, aber nur im Unterkiefer, besitzen. Ob dieses Zähnchen bloss eine Anomalie ist, wie FRAAS[1]) meint, oder in die normale Formel gehört, ist vorläufig wegen der Seltenheit der betreffenden Ueberreste nicht zu entscheiden. Einen ähnlichen Fall für den Unterkiefer eines Palaeomeryx medius erwähnt FRAAS l. c. Hier kann wohl das Bestehen einer Anomalie unzweifelhaft sein. Mir selbst ist ein $p\,4$, sei es im Ober- oder Unterkiefer bei zahlreichen Schädeln der ruminanten Hausthiere niemals vorgekommen. Weder bei Schaf, Ziege oder Rind habe ich ihn beobachtet und nur einmal bei Cervus rufus (Berlin. anatom. Mus.), jedoch bloss auf einer Seite des Unterkiefers. Die wilden Species der Wiederkäuer sind auf das Vorkommen überzähliger Praemolaren noch so ungenügend untersucht, dass sich ein bestimmtes Urtheil über sie zur Zeit nicht fällen lässt. Ob sich für die bis jetzt ganz unvermittelte Stellung der Cameliden aus den Varianten ihrer Zahnformeln einigermassen sichere Schlüsse ergeben werden, oder ob dazu das Auffinden fossiler Zwischenformen abgewartet werden muss, lässt sich nicht eher entscheiden, als bis diese meist sehr gemeinen und leicht zu beschaffenden Schädel dieser Thiere in unseren Museen hinreichend werden vertreten sein.

Für die bunodonten Paarzeher[2]) ist das Material auch nicht reichlicher, wir kennen Anomalien ihrer Zahnformeln nur von der Gattung Sus. Ich habe nachgewiesen[3]), dass die Zahnformel für deren Oberkiefer noch einen Milchzahn, $d\,4$, aufzuweisen hat, und glaube es wahrscheinlich gemacht zu haben, dass dies auch für den Unterkiefer der Fall ist, und dass in der Reihe ihrer Praemolaren möglicherweise noch ein Zahn $d\,4$ oder $p\,4$ als ausgefallen angenommen werden kann. Es würde darnach die Formel für Sus folgendermassen lauten: $\overset{d4}{\underset{d5,}{\text{V}}}\,0\,\overset{p3}{\underset{p3}{\text{V}}}\,\overset{p2}{\underset{p2}{\text{V}}}\,\overset{p1}{\underset{p1}{\text{V}}}$. Mehr reducirt ist die Formel für Potamochoerus: $\overset{3}{\underset{3}{\text{V}}}\,\overset{2}{\underset{2}{\text{V}}}\,\overset{1}{\underset{1}{\text{V}}}$ oder $\overset{3}{\underset{2}{\text{V}}}\,\overset{2}{\underset{1}{\text{V}}}\,\overset{1}{\text{V}}$.

Die Praemolaren der Quadrumanen bieten einige besondere Verhältnisse dar, die eine genauere Betrachtung nöthig machen. Be-

---

[1]) Fauna von Steinheim. Stuttgart 1870. pag. 33.

[2]) KOWALEVSKY l. c. pag. 152.

[3]) Zahnformel für die Gattung Sus. pag. 9 und 13.

Digitized by Google

kanntlich besitzen ohne Ausnahme alle Affen der alten Welt zwei, die der neuen Welt drei Praemolaren in jedem Kiefer. Wir werden diese wohl mit Recht als p 3, p 2, p 1 bezeichnen, dürfen aber dabei nicht übersehen, dass vorläufig ein Beweis dafür vollständig fehlt, anderseits aber auch keine Gründe vorliegen, eine andere Deutung anzunehmen. Es kann nun die Frage aufgeworfen werden, welche dieser Praemolaren sind im Gebiss der altweltlichen Affen vertreten? Bisher war man einfach der Ansicht, sie seien als p 2 und p 1 zu deuten. Ein Beweis wird auch hier noch vermisst. Man nahm vielmehr als ganz selbstverständlich an, das Gebiss der neuweltlichen Affen sei um p 3 reicher. Unsere Kenntniss der fossilen Affen liegt noch in den ersten Anfängen ihrer Kindheit. Soweit wir tertiäre Affen der alten Welt kennen, haben sie immer zwei Praemolaren besessen. Gleichwohl werden wir nicht umhin können, ihre Zahnformel von einem Gebiss mit drei Praemolaren abzuleiten. Ich habe mich schon oben gegen die Annahme einer Vermehrung der Zähne im Laufe genealogischer Entwicklung ausgesprochen und glaube daher nicht, dass das Urgebiss der Quadrumanen zwei Praemolaren besessen habe, und dass das Gebiss der amerikanischen Affen daraus durch Hinzunahme eines dritten Praemolars hervorgegangen sei. Es erscheint mir vielmehr wahrscheinlicher, dass die Reduction des Gebisses bei den Affen der alten Welt allein die Praemolaren, bei denen der neuen Welt die Molaren betroffen hat, wenn wir auch zugeben müssen, dass sie hier noch nicht so weit vorgeschritten ist wie dort. Wir haben daher auch nicht nöthig, in der genealogischen Entwicklung der beiden Affentypen eine wesentliche Differenz der Zeit anzunehmen, können beide vielmehr gleichzeitig von demselben Urgebiss mit drei Praemolaren und drei Molaren in jedem Kiefer ausgehen lassen.

Zunächst würde es sich darum handeln, die Frage zu entscheiden, ob der letzte Praemolar der Catarrhinen homolog ist dem letzten Praemolar der Platyrrhinen, also ob er ebenfalls als p 1 gedeutet werden kann. Diese Frage könnte auch lauten, ob unter den Milchbackenzähnen der letzte als d 1 angesehen werden muss. Sie ist entschieden zu bejahen. In der ersten Zahnung der Platyrrhinen wiederholt nämlich d 1 in jedem Kiefer genau die Form eines Molaren, während d 2 und d 3 den Charakter der Praemolaren aufweisen, wobei d 2 der entwickeltere Zahn ist. Bei den Catarrhinen ist das Verhalten des letzten Milchbackenzahns genau dasselbe. Er gleicht im Ober- wie im Unterkiefer in allen Einzelheiten einem Molar und

Digitized by Google

ist also als *d* 1 anzusprechen. Diese Deutung kann wohl nicht alterirt werden durch die Form des anderen Milchbackenzahns, der in seiner hinteren Hälfte, wenn auch in geringerem Grade, Molarähnlichkeit besitzt. Wenn aber der letzte Milchbackenzahn *d* 1 ist, so muss der ihn ersetzende Praemolarzahn *p* 1 sein, ganz ohne Rücksicht auf seine Gestalt.

Es kann sich nun ferner darum handeln, ob der vordere Praemolar der Catarrhinen als *p* 2 oder *p* 3 angesehen werden muss, d. h. ob in ihrem Gebiss *p* 3 oder *p* 2 ausgefallen ist. Im Unterkiefer sind die Verhältnisse entscheidender, daher sollen sie zuerst betrachtet werden. Der wichtigste Geschlechtscharakter der Affen im Gebiss liegt in der Grösse der bleibenden Eckzähne bei den Männchen. An ihnen allein sind Männchen und Weibchen stets mit grosser Sicherheit von einander zu unterscheiden, während bei den Milchzähnen hier wie bei allen Säugethieren keine geschlechtliche Differenz zu finden ist. Weniger bekannt ist, dass auch der erste Praemolar im Unterkiefer als unfehlbares Merkmal zur Unterscheidung der Geschlechter benützt werden kann. Dieser Zahn erreicht nämlich bei den Männchen der Affen unter dem Einfluss des oberen grossen Eckzahnes eine bedeutend grössere Entwicklung, als bei den Weibchen. Allerdings sind die Letzteren immer die viel kleineren, doch ist die Differenz in den übrigen Backenzähnen im Verhältniss eine viel geringere. Bei Mycetes, Ateles, Cebus ist die Krone des unteren *p* 3, besonders im männlichen Geschlecht, immer viel kräftiger entwickelt und dicker und höher als bei *p* 2. Die dem Eckzahn zugewendete Hälfte seiner Aussenseite hat bei Bewegungen des Unterkiefers eine Abreibung durch den oberen Eckzahn auszuhalten und zeigt immer deutliche Spuren davon, besonders bei alten Individuen. Den Bweiss dafür durch genaue Messungen zu liefern, ist ziemlich schwierig, da die betreffenden Zähne nicht im mathematischen Sinne einander ähnlich sind. Ich gebe daher bloss folgende Maasse. Bei Mycetes fuscus ♂ (jung) beträgt im Unterkiefer die Länge der Zahnkrone in der Richtung des Kiefers gemessen für *p* 3 5,8 und für *p* 2 5,3, bei einem ♀ (alt) 5,0 und 4,3 mm. Die Höhe der Krone in der vorderen Hälfte der Aussenseite hat bei ♂ für *p* 3 7,1 und für *p* 2 5,2 bei dem ♀ 4,7 und 3,2 mm. Bei Cebus fatuellus ♂ ist *p* 3 5,6 und *p* 2 3,6, bei dem ♀ 4,7 und 3,4 mm lang. Die Höhe der Zahnkrone gebe ich hier nicht an, da sie durch Abkauung zu viel verloren hat, gleichwohl finde ich deren Unterschiede sehr bedeutend. Bei Ateles ♂ ist die Zahnkrone des *p* 3 4,3 des *p* 2

Digitized by Google

3,2 und bei einem ♀ 3,9 und 3,4 mm lang, doch mögen die beiden Schädel wohl verschiedenen Species angehören.

Bei den Catarrhinen bewegen sich dieselben Verhältnisse in viel weiteren Grenzen. Die beiden Geschlechter sind hier durch die Länge der Eckzähne von einander deutlich unterschieden. Wo diese am kleinsten sind, weiss ich nicht, ich vermuthe bei Hylobates, dessen Schädel in unseren Sammlungen fast gar nicht zu finden ist. Auch bei den Anthropomorphen überragen die Eckzähne im weiblichen Geschlecht die Backenzähne nur wenig, und der eigenthümliche Charakter des vorderen Praemolars im Unterkiefer ist nur bei einiger Aufmerksamkeit bemerkbar. Bei den Männchen ist die überwiegende Länge der Eckzähne und die Form des vorderen Praemolars im Unterkiefer in die Augen fallend. Bei dem Schimpanse scheinen die Eckzähne etwas länger zu sein. Am hervorragendsten jedoch sind sie bei dem Gorilla, wo auch der untere Praemolar das Geschlecht ganz unfehlbar anzeigt. Ganz besonders auffallend aber gestalten sich diese Verhältnisse bei den übrigen Catarrhinen. Hier sind nicht nur überhaupt die Eckzähne sehr lang, sondern übertreffen auch im männlichen Geschlecht die des weiblichen wohl um das Doppelte der Länge. Demgemäss ist auch der Charakter des vorderen Praemolars im Unterkiefer ein ganz ausgezeichneter. Seine Vorderseite entwickelt sich besonders bei den Männchen wahrhaft abnorm. Ihre Grösse richtet sich nach der Grösse des oberen Eckzahns. Daher ist sie weniger gross bei Semnopithecus oder Macacus, grösser schon bei Cynocephalus und am riesigsten bei C. Maimon, der unter allen Affen die grössten Eckzähne besitzt. Es kann daher auch die Länge der Zahnkrone des vorderen Praemolars im Unterkiefer nicht in der Weise gemessen werden, wie dies oben für die amerikanischen Affen stattfand. Es ist auch dies nicht einmal nöthig, da seine Vorderseite den genannten Praemolar von dem zweiten genugsam unterscheidet. Ich will daher für jenen Zahn nur einige Maasse angeben in Bezug auf den Unterschied in den beiden Geschlechtern. Die nach abwärts gerichtete Vorderkante des Zahnes finde ich bei Macacus speciosus ♂ 13,0, bei dem ♀ 9,3 mm lang. Bei einem anderen Macacus, dessen Species ich nicht zu enträthseln wage, finde ich für diese Dimensionen 13,8 (♂) und 7,6 (♀) mm. Bei Cynocephalus Ursinus[1] ♂ finde ich diese Kante 25,4 und bei ♀[2]

[1] Berlin. Anat. Mus. No. 21955.
[2] Ebendaselbst. No. 21957.

Digitized by Google

12,3 mm lang. Bei C. Maimon[1]) ♂ erreicht sie sogar eine Länge von 31,1 mm. Eine genauere Berücksichtigung des vorderen Praemolars des Unterkiefers bei den Affen würde viele Irrthümer in der Unterscheidung des Geschlechtes bei diesen Thieren haben vermeiden lassen.

Bemerkenswerth bleibt noch die Veränderung, welche die Stellung jenes Praemolars je nach dem Alter erleidet. Im Anfange, wenn der Zahn aus der Kinnlade hervorbricht, steht die Vorderkante fast senkrecht und reicht also tief in den Kiefer hinein. Wenn die Zahnwurzeln gebildet sind, steigt das untere oder vordere Ende in die Höhe, wobei das hintere eine entsprechende Drehung macht. Mit dem vorschreitenden Alter nähert sich die Kante immer mehr der Horizontalen, ohne sie doch jemals, selbst im höchsten Alter nicht, zu erreichen.

Wie man sieht, steht diese eigenthümliche Gestaltung des vorderen Praemolars im Unterkiefer der Catarrhinen nicht isolirt da, sondern findet sich, wie oben gezeigt wurde, wenn auch in geringerem Grade, schon bei p 3 im Unterkiefer der Platyrrhinen. Wir werden also jenen Zahn auch bei den Catarrhinen als p 3 deuten und p 2 als ausgefallen ansehen. Es scheint mir diese Deutung die natürlichste zu sein.

Im Oberkiefer sind die Verhältnisse viel einfacher. Hier zeigt der vorderste Praemolar in seiner Gestalt nichts besonderes, und man würde ihn ebenso gut als p 2 ansehen können. Nur der Umstand, dass im Unterkiefer p 2 als ausgefallen zu denken ist, muss uns veranlassen, auch im Oberkiefer den gleichen Vorgang vorauszusetzen. Wir werden also die Formel für die Praemolaren der Catarrhinen durch $\overset{3}{\underset{3}{\wedge}}\ \overset{1}{\underset{1}{\wedge}}$ ausdrücken.

In erster Linie ist es also ein mechanisches Moment, das wir als Grund der Formveränderung des unteren p 3 bei den Quadrumanen anzusehen haben, und zwar der Druck des obern Eckzahns und die dadurch bewirkte Abreibung. Daher zeigt p 3 im Oberkiefer niemals jene eigenthümliche Form, da der untere Eckzahn vor dem oberen steht und also keinen mechanischen Einfluss auf irgend einen Backenzahn ausüben kann. Bei Carnivoren sehen wir solche Einflüsse nicht, da hier eine enggeschlossene Reihe der Zähne nicht vorkommt.

---

[1]) Ebendaselbst. No. 3352.

Digitized by Google

Bei den Menschen ist das Verhalten scheinbar wie bei den Catarrhinen, indem überall zwei Molaren vorhanden sind. Unter den zwei Backenzähnen der ersten Zahnung hat der letzte genau Molargestalt und ist ohne Zweifel $d\,1$, sein Ersatzzahn daher $p\,1$. Welche Deutung für den vorderen Praemolar passt, könnte nach den Erfahrungen bei den Catarrhinen zweifelhaft sein. Er ist gewöhnlich etwas schwächer als $p\,1$, und nichts an ihm, weder in der Form, noch in der Grösse deutet auf irgend eine Aehnlichkeit mit $p\,3$ bei den Affen [1]). Auch fehlt der Geschlechtscharakter in diesem Zahn vollständig. Man würde ohne Berücksichtigung der Catarrhinen niemals in den Fall kommen, ihn für $p\,3$ halten zu wollen. Ich glaube daher, dass die gewöhnliche Ansicht, ihn für $p\,2$ zu halten, die richtige, und $p\,3$ ausgefallen ist. Positive Beweise dafür fehlen allerdings, und ich betrachte diese Deutung auch nur als Hypothese, die so lange Geltung hat, bis nicht durch fossile Funde das Gegentheil bewiesen ist. Die Formel für die Praemolaren des Menschen lässt sich also durch $\overset{2}{\underset{2}{\wedge}}\ \overset{1}{\underset{1}{\wedge}}$ ausdrücken.

Das Urgebiss für Bimanen und Quadrumanen wird also, was die Backenzähne betrifft, 3 Praemolaren und 3 Molaren enthalten, wobei man sich die Eckzähne und die Gestalt des unteren $p\,3$ nur schwach entwickelt zu denken hat etwa wie bei den weiblichen Anthropomorphen. Dieses Gebiss spaltet sich a) in eine neuweltliche Reihe mit einer Tendenz zur Verkümmerung in den Molaren, bei welcher in extremo $m\,3$ überall fehlt, während die Eckzähne nur eine unbedeutende Vergrösserung zeigen, und der untere $p\,3$ sich demgemäss nur mässig verändert, — und b) in eine altweltliche Reihe ohne Verkümmerung der Molaren, aber mit einer solchen in den Praemolaren.

---

[1]) Vergl. L. Holländer, Die Anatomie der Zähne etc. nach Charles Tomes. Berlin 1877. pag. 9—11, oder Ders., Die Extraction der Zähne etc. Leipzig 1878. pag. 25 und 32. Die Angaben bei Tomes gelten wohl zunächst von der europäischen Rasse, aber E. Lambert, Morphologie du sytème dentaire des races humaines. Bullet. Acad. roy. Belgique. 2. sér. t. XLIII, 1877 hat seine Untersuchungen auf das ganze Menschengeschlecht ausgedehnt. Seine Arbeit selbst habe ich nicht gesehen, sondern nur die Analyse derselben, welche sich in Gervais, Journal de Zoologie. F. 6. 1878. pag. 252—258 befindet. Darnach nimmt Lambert drei Rassen an, die weisse, die gelbe und die schwarze, zu welcher er auch die amerikanische hinzuzieht. Die Praemolaren dieser drei Rassen werden verglichen und ihre besonderen Charaktere angegeben. Doch wird sich wohl Niemand der Illusion hingeben wollen, als könne man an den Praemolaren erkennen, welcher Rasse ein Menschenschädel angehöre.

Digitized by Google

Diese Reihe spaltet sich nochmals in α) eine solche mit starker Vergrösserung der Eckzähne, welche eine entsprechende Entwicklung des unteren p 3 bedingt, wobei p 2 oben und unten ausfällt, und β) in eine solche mit Verkümmerung der Eckzähne, die auf das Niveau der übrigen Zähne zurücksinken, während p 3 verschwindet.

Die Formeln würden also lauten:

Urgebiss: $\overset{p3\ p2\ p1\ m1\ m2\ m3}{\text{V}\ \text{V}\ \text{V}\ \text{W}\ \text{W}\ \text{W}}$ $\underset{p3\ p2\ p1\ m1\ m2\ m3}{\Lambda\ \Lambda\ \Lambda\ \text{M}\ \text{M}\ \text{M}}$.

a) Platyrrhinen: $\overset{p3\ p2\ p1\ m1\ m2}{\text{V}\ \text{V}\ \text{V}\ \text{W}\ \text{W}}$ $\underset{p3\ p2\ p1\ m1\ m2}{\Lambda\ \Lambda\ \Lambda\ \text{M}\ \text{M}}$ (in extremo).

b)
- α) Catarrhinen: $\overset{p3\ p1\ m1\ m2\ m3}{\text{V}\ \text{V}\ \text{W}\ \text{W}\ \text{W}}$ $\underset{p3\ p1\ m1\ m2\ m3}{\Lambda\ \Lambda\ \text{M}\ \text{M}\ \text{M}}$.
- β) Homo: $\overset{p2\ p1\ m1\ m2\ m3}{\text{V}\ \text{V}\ \text{W}\ \text{W}\ \text{W}}$ $\underset{p2\ p1\ m1\ m2\ m3}{\Lambda\ \Lambda\ \text{M}\ \text{M}\ \text{M}}$.

Proskau, den 26. December 1878.

Digitized by Google

Ueber die Entwicklung der Tellerschnecke.

Von

Carl Rabl.

Mit Tafel XXXII—XXXVIII und 5 Holzschnitten.

Die Entwicklungsgeschichte der Schnecken hat sich in letzter Zeit einer ganz besonderen Aufmerksamkeit von Seiten der Zoologen zu erfreuen gehabt. Und doch gibt es — selbst die Wirbelthiere nicht ausgenommen — keine zweite Thiergruppe, hinsichtlich deren Entwicklung die Angaben der Forscher so zahlreiche Widersprüche aufzuweisen hätten, als hinsichtlich jener der Schnecken. So soll, um nur einige wenige Beispiele anzuführen, Limnaeus nach Ganin eine epibolische, nach Fol und mir dagegen eine embolische Gastrula durchlaufen; so soll bei Firoloides nach Fol das Mesoderm aus dem Ectoderm, bei Nassa nach Bobretzky aus einigen Zellen des Gastrulamundrandes, bei Paludina vivipara nach Bütschli wahrscheinlich aus dem Entoderm seinen Ursprung nehmen; so soll weiterhin der Gastrulamund bei Fusus nach Bobretzky und bei Firoloides nach Fol in den bleibenden Mund, bei Paludina vivipara nach Bütschli und Ray Lankester in den After, bei Limnaeus dagegen nach Anderen weder in den Mund noch in den After übergehen; so soll endlich das Nervensystem bei Fusus nach Bobretzky aus dem Mesoderm, bei den Pteropoden, Heteropoden und Pulmonaten dagegen nach Fol aus dem Ectoderm entstehen. Und solche Beispiele liessen sich noch nach Dutzenden anführen.

Es ist daher begreiflich, dass man nur mit einer gewissen Scheu an die erneute Erforschung der Schneckenentwicklung herantritt. Denn angesichts der Thatsache, dass so viele und zum Theil tüchtige Forscher eine so namhafte Zahl von Widersprüchen zu Wege gebracht haben, fühlt man sich nur zu leicht versucht, einiges Misstrauen in seine eigenen Kräfte zu setzen und bei jedem ernstlicheren

Digitized by Google

Hinderniss, das sich der Untersuchung entgegenstellt, verzweifelnd die Arbeit fallen zu lassen.

Glücklicherweise steht aber die Sache nicht so schlimm, als es aussieht. Denn bei genauerer Einsicht gelangt man gar bald zu der Ueberzeugung, dass die meisten Widersprüche nur die Folge flüchtiger und lückenhafter Untersuchungen sind und dass es nur etwas mehr Ausdauer und — was leider auch erwähnt werden muss — mehr Gewissenhaftigkeit bedurft hätte, um die meisten der begangenen Fehler zu vermeiden.

Ich war daher bemüht mir durch eigene Beobachtung Klarheit über unsern Gegenstand zu verschaffen und mir dadurch ein selbstständiges Urtheil zu ermöglichen. Die Resultate, zu denen ich dabei gelangte, will ich auf den folgenden Blättern in Kürze mittheilen.

Bei der Beurtheilung fremder Angaben bin ich von dem Grundsatze ausgegangen, dieselben so lange für unrichtig zu halten, bis sich aus meinen Beobachtungen das Gegentheil erschliessen liess. Vielleicht wird man diesen Grundsatz, andern Forschern gegenüber, hart und rücksichtslos finden; wenn man aber bedenkt, wie ausserordentlich unklar und verworren manche Angaben sind, wird man seine Berechtigung nicht bestreiten können.

Die besten Arbeiten, die wir aus letzter Zeit über Gastropodenentwicklung besitzen, sind diejenigen Fol's, Bobretzky's, Bütschli's und Ray Lankester's; ich werde mich daher bei meinen Auseinandersetzungen wiederholt auf dieselben berufen können. Von viel geringerem Werthe sind die Arbeiten Langerhans', Salensky's, Selenka's und v. Ihering's. Völlig werthlos scheinen mir nur die Schriften Ganin's und Stecker's zu sein. Die Arbeiten älterer Forscher, wie Stiebel's, C. G. Carus', Dumortier's, Jacquemin's, Karsch's, Fr. Müller's, M. Schultze's und Anderer habe ich ganz unberücksichtigt gelassen; auch die Arbeiten O. Schmidt's, Gegenbaur's, Leydig's, Warneck's und Lereboullet's finden nur wenig Berücksichtigung.

Die Beobachtungen, deren Resultate ich hier mittheile, wurden hauptsächlich an den Eiern von Planorbis marginatus und carinatus angestellt und sind alle Abbildungen der sechs ersten Tafeln nach Embryonen dieser Schnecken gezeichnet. Ausserdem habe ich die Entwicklung von Planorbis corneus und nitidus, von Limnaeus, Physa und Ancylus, von Succinea amphibia und Helix hortensis, von Paludina vivipara und Bithynia tentaculata (Paludina impura) mit der Entwicklung von

Digitized by Google

Planorbis marginatus und carinatus verglichen. Was ferner die Furchung betrifft, so besitze ich ausser über jene von Planorbis noch Beobachtungen über jene von Doto coronata, Bithynia tentaculata, Acera bullata und über einige Stadien von Aeolis, Tergipes, Trochus, Paludina vivipara und Anderen.

Die Eier von Planorbis marginatus und carinatus werden mittelst einer erstarrenden Gallertmasse zu flachen, gelblichen Laichen verbunden und an verschiedene Wasserpflanzen abgelegt. Die Zahl der in einem Laiche enthaltenen Eier ist sehr verschieden. In grossen Laichen findet man nicht selten mehr als dreissig Eier; dagegen kommt es nur ausnahmsweise vor, dass weniger als vier Eier zu einem Laich verbunden werden. Die Eier liegen in den Laichen meist in einfacher Schicht; nur zuweilen findet sich über derselben stellenweise oder in der ganzen Ausdehnung des Laiches eine zweite. Manchmal zeigen die Laiche eine deutliche Wurstform und erinnern dadurch an die Laiche von Limnaeus und Physa. Nur ganz ausnahmsweise werden sie als unförmliche Klumpen abgesetzt.

Die Eier sind rundlich, erscheinen aber meist durch den gegenseitigen Druck an den Berührungsstellen abgeplattet. Die Laiche von Planorbis nitidus sind kleiner und flacher, die Laiche von Planorbis corneus grösser und höher, als die Laiche von Planorbis marginatus und carinatus; auch sind jene von Planorbis corneus röthlich gefärbt.

Die Eierablage findet, wie bei allen Süsswasser-Pulmonaten, während der ganzen warmen Jahreszeit statt.

Jedes Ei besteht aus drei Theilen: erstens aus einer glasartig durchsichtigen Hülle, zweitens aus einer gelblich gefärbten, flüssigen Eiweissmasse und drittens aus dem eigentlichen Keim oder der Eizelle.

Nur äusserst selten enthält ein Ei mehr als einen Keim [1].

Bevor ich nun zur Beschreibung der Entwicklungsvorgänge übergehe, muss ich bemerken, dass ich bei meinen Beobachtungen

---

[1] Eine interessante Ausnahme von diesem, für alle Süsswasser-Pulmonaten giltigen Verhalten habe ich einmal an einem Laiche von Limnaeus beobachtet. Hier fand ich in den Eiern, welche das eine Ende des Laiches einnahmen, sehr zahlreiche — bis zu zehn und mehr — Keime, ohne dass die Eier selbst abnorm gross gewesen wären. Man kann daher auch nicht an eine Verschmelzung mehrerer Eier denken, sondern muss sich vorstellen, dass die Menge des von der Eiweissdrüse secernirten Eiweisses zu gering war für die grosse Zahl der gebildeten Keime.

Digitized by Google

auf die Vorgänge der Kerntheilung und, was damit näher zusammenhängt, keine Rücksicht genommen habe.

Die Entwicklung der Tellerschnecke lässt sich in drei Perioden theilen: die erste umfasst alle Vorgänge vom Beginn der embryonalen Entwicklung bis zur Bildung der Keimblätter; die zweite die Vorgänge von der Bildung der Keimblätter bis zur Störung der bilateralen Symmetrie; die dritte die Vorgänge von der Störung der bilateralen Symmetrie bis zum Ende der embryonalen Entwicklung.

I. Periode.

Vom Beginn der embryonalen Entwicklung bis zur Bildung der Keimblätter.

Der Keim des frisch gelegten Eies hat einen Durchmesser von 0,1325 mm. Er zeigt eine deutliche polare Differenzirung. Der animale Pol (pôle formatif Fol) und die animale Hälfte des Keimes werden von kleinen, der vegetative Pol (pôle nutritif Fol) und die vegetative Hälfte von groben Dotterkörnchen eingenommen. Im auffallenden Lichte erscheint der animale Pol weisslich, der vegetative gelb. Eine scharfe Grenze zwischen animaler und vegetativer Hälfte existirt jedoch nicht; vielmehr gehen beide unmerklich und continuirlich in einander über.

In der Nähe des animalen Poles bemerkt man einen, namentlich auf Druck deutlich hervortretenden hellen Fleck, der sich, wie es scheint, allmälig nach der Oberfläche des Keimes hinbewegt. Bald darauf kommt es hier zur Ausscheidung der »Richtungsbläschen«. Es erscheint zuerst ein grösseres und bald darauf ein kleineres glashelles Körperchen, welche beide eine spärliche Menge stark lichtbrechender, gelblicher Körnchen enthalten (Taf. XXXII, Fig. 1 *r*).

Nun folgt, wie bei anderen Gastropodenkeimen, ein Stadium scheinbarer Ruhe, dessen Dauer je nach der Temperatur, unter welcher die Entwicklung erfolgt, eine verschiedene ist.

Dann bereitet sich der Keim zur Theilung vor. Zuerst plattet er sich am animalen Pol etwas ab und streckt sich ein wenig in die Länge, darauf senkt sich vom animalen Pol eine Furche in den Keim

Digitized by Google

(Taf. XXXII Fig. 2), die, sowie sie tiefer wird, auf die vegetative Hälfte und den vegetativen Pol übergreift und schliesslich den Keim in zwei gleich grosse Stücke theilt (Taf. XXXII Fig. 3 *MEI* und *EI*). Diese, die beiden ersten Furchungskugeln, haben ganz das Aussehen des ungefurchten Keimes. Wie dieser, lassen auch sie einen helleren animalen und einen dunkleren vegetativen Pol unterscheiden.

Unmittelbar nach vollendeter Theilung stehen die beiden Furchungskugeln sehr scharf und deutlich von einander ab. Ihre Contouren bilden dann jene Achterfigur, auf welche schon Fol hingewiesen hat.

Dieser Zustand dauert aber nicht lange. Sowie sich der Keim zur weiteren Theilung anschickt, treten die beiden Furchungskugeln näher und näher an einander, platten sich an den Berührungsstellen gegenseitig ab und scheinen schliesslich vollkommen mit einander zu verschmelzen (Fig. 4 und 5). Von der Furche, die sie trennte, ist nichts mehr zu sehen und nur in der Nähe des animalen Poles gewahrt man bei durchfallendem Lichte einen hellen, körnchenlosen Streifen, der die Trennungsebene der beiden Kugeln bezeichnet.

Bald aber strecken sich die beiden Furchungskugeln wieder etwas in die Länge, ihre Grenzen treten schärfer hervor und der Keim bereitet sich zur neuen Theilung vor (Fig. 6). Diese beginnt wieder damit, dass sich zuerst vom animalen Pole der einen und gleich darauf von jenem der anderen Furchungskugel eine Furche in den Keim senkt, welche geradeso, wie bei der Zweitheilung, allmälig auf die vegetative Hälfte und den vegetativen Pol jeder Kugel übergreift und schliesslich zur Theilung des Keimes in vier gleich grosse Stücke führt (Fig. 8 *A* und *B*). Diese zeigen ganz, wie die zwei ersten Furchungskugeln, in Beziehung auf Farbe und Vertheilung der Körnchen noch das Aussehen des ungefurchten Keimes. Nur darin liesse sich vielleicht ein Unterschied erkennen, dass die Grenze zwischen animaler und vegetativer Partie jeder Zelle etwas schärfer hervortritt, als früher.

Während der Viertheilung erleiden die beiden ersten Furchungskugeln — wahrscheinlich, damit mehr Raum zur Theilung gewonnen werde, — eine leichte Verschiebung gegen einander, die namentlich, wenn man den Keim von der Seite betrachtet, deutlich hervortritt (Fig. 7).

Die Furchen, welche die vier Kugeln von einander scheiden, zeigen eine sehr charakteristische Anordnung: zwischen den Zellen EI_2 und *ME*, Fig. 8 *B*, zieht eine mässig lange Furche quer von

Digitized by Google

einer Seite zur anderen; in die offenen Winkel, welche diese Zellen an den beiden Seiten frei lassen, drängen sich die beiden anderen Zellen (EI_1 und EI_3). Wir können die quere Furche schlechtweg als Querfurche bezeichnen und werden bald sehen, dass sie einen wichtigen Anhaltepunkt für die Orientirung des Keimes während der Furchung abgibt.

Gerade so, wie unmittelbar nach vollendeter Zweitheilung, stehen auch nach eben vollendeter Viertheilung die gebildeten Furchungskugeln sehr scharf und deutlich von einander ab. Aber bald verstreichen die Furchen wieder und nur schmale körnchenlose Streifen, wie sie uns schon bei der Zweitheilung aufgefallen sind, bezeichnen die Grenzen der einzelnen Zellen.

Bald darauf streckt sich jede der vier Zellen in der Richtung vom vegetativen zum animalen Pol etwas in die Länge, nimmt eine birnförmige Gestalt an und treibt eine blasse, körnchenarme Knospe am animalen Pole hervor (Fig. 9). Dabei legt sich jede Zelle etwas über ihre Nachbarin hinüber, so dass die Tochterzelle, der sie den Ursprung gibt, in die Furche zwischen je zwei grosse Zellen zu liegen kommt (Fig. 10 *A* und *B*). Mit dieser Verschiebung hängt auch der Umstand zusammen, dass die Furche zwischen den zwei kleinen Zellen E_2 und E_4 einen schiefen Winkel mit der am vegetativen Pole sichtbaren Querfurche bildet.

Wir können die Furche, welche den noch ungetheilten Keim in zwei gleiche Hälften theilte und welche vom animalen nach dem vegetativen Pol zog, füglich als erste Meridianfurche bezeichnen; die Furche, welche jede der beiden Hälften wieder in zwei Hälften zerlegte und abermals von dem einen Pol zum andern zog, können wir als zweite Meridianfurche bezeichnen; die dritte Furche dagegen, welche nicht von Pol zu Pol, sondern horizontal zwischen beiden Polen hinzog, werden wir als erste Breiten- oder Aequatorialfurche bezeichnen müssen. Die zweite Furche steht ungefähr senkrecht auf der ersten, die dritte steht senkrecht auf beiden[1]).

Dieselben Vorgänge, welche früher jede neue Theilung eingeleitet haben, machen sich auch jetzt wieder bemerkbar. Auch jetzt verschwinden wieder die Furchen zwischen den einzelnen Zellen und

[1]) Die zwei ersten Furchen sind wohl bei allen Metazoen Meridianfurchen, die dritte wahrscheinlich überall eine Breitenfurche. Letztere liegt in den meisten Fällen dem animalen Pol näher, als dem vegetativen, sehr selten (wenn überhaupt jemals) genau im Aequator des Keimes, nie dem vegetativen Pol näher, als dem animalen.

Digitized by Google

der ganze Keim fliesst scheinbar zu einer einförmigen Masse zusammen. Die Theilung betrifft aber diesmal nicht alle Zellen des Keimes, sondern nur die vier grösseren. Durch sie wird der Keim in zwölf Zellen zerlegt (Fig. 11 *A* und 11 *B*). Die Theilung erfolgt bei allen vier Zellen zu gleicher Zeit; wenigstens habe ich bei Planorbis nicht, wie bei anderen Schnecken, eine bestimmte Aufeinanderfolge in der Theilung wahrnehmen können. Die Theilungsproducte unterscheiden sich nicht allein in ihrer Grösse, sondern auch in ihrer Farbe und ihrem Körnchenreichthum von einander. Die vier neugebildeten Zellen, welche gegen den animalen Pol gelegen sind, erscheinen etwas kleiner und bedeutend blässer und körnchenärmer, als die vier anderen, welche den vegetativen Pol einnehmen. Es ist dies die Folge des Umstandes, dass die vier grossen Zellen des Achtzellen-Stadiums bei der Zwölftheilung einen grossen Theil ihrer animalen Partie in Form von vier neuen Zellen (E_5—E_8) abgegeben haben und der Rest der animalen Partie mit der dunkeln vegetativen Masse am vegetativen Pol zurückgeblieben ist (EI_1, EI_2, EI_3 und ME). Die Furche, welche diese Theilung bewirkte, wollen wir als zweite Breiten- oder Aequatorialfurche bezeichnen.

Die Zellen umschliessen bereits eine ziemlich umfängliche Furchungshöhle, welche, da der animale Pol von kleineren Zellen eingenommen wird, als der vegetative, etwas gegen den animalen Pol gerückt erscheint. Uebrigens muss die Möglichkeit hervorgehoben werden, dass schon nach der Achttheilung eine Furchungshöhle vorhanden sei; die Undurchsichtigkeit des Keimes liess mich jedoch darüber im Unklaren.

Die Grenze zwischen dem hellen animalen und dem dunkeln vegetativen Theil der vier grossen Zellen am vegetativen Pol, welche schon bei der Theilung in vier und in acht Zellen deutlicher, als am ungefurchten Keim zu sehen war, tritt bei der Zwölftheilung noch schärfer hervor. Sie bildet eine Bogenlinie, deren Convexität gegen den vegetativen Pol und deren Concavität nach aussen gerichtet ist (Fig. 11 *B*). Sie ist sowohl auf diesem, als auch auf dem vorhergehenden Stadium an den Eiern von Planorbis nitidus besser zu sehen, als an denen von Planorbis marginatus und carinatus.

Die weitere Furchung geht zunächst in der Weise vor sich, dass sich sämmtliche Zellen des Keimes zu gleicher Zeit in je zwei Hälften theilen. Die kleinsten und hellsten nehmen auch jetzt wieder den animalen, die grössten und dunkelsten den vegetativen Pol ein. Die acht Theilungsproducte der vier kleinen Zellen am animalen Pol

Digitized by Google

sind unter sich nahezu gleich gross (Fig. 12 *A*, E_1—E_4 u. E_9—E_{12}); desgleichen die Theilungsproducte der vier mittelgrossen Zellen (E_5—E_8 und E_{17}—E_{20}); dagegen zeigen die Theilungsproducte der vier grossen Zellen eine deutliche Verschiedenheit in Beziehung auf Grösse, Farbe und Körnchenreichthum. Die vier ersten dieser acht Tochterzellen (E_{13}—E_{16}), welche in der Nähe des Eiäquators gelegen sind, erscheinen hell und fein granulirt, die vier anderen dagegen, welche den vegetativen Pol einnehmen, grobkörnig und intensiv gelb gefärbt (Fig. 12 *B*, I_1, I_2, I_3 u. M). Von einer Grenze zwischen zwei verschiedenen Substanzen ist an letzteren nichts mehr zu bemerken; vielmehr erscheinen sie durch und durch in gleicher Weise von groben gelben Dotterkörnchen dicht durchsetzt. Sowohl aus diesem Umstande, als auch aus der späteren Entwicklung geht klar hervor, dass die vier grossen Zellen des Zwölfzellenstadiums bei der Theilung in vierundzwanzig Zellen alle animalen Bestandtheile, die sie noch enthielten, abgegeben haben und nunmehr als rein vegetative Zellen zurückgeblieben sind.

Der Keim besteht demnach jetzt aus vierundzwanzig Zellen, von denen sich vier sowohl durch ihre Grösse, als auch durch ihre Farbe und ihren Körnchenreichthum auffallend von allen übrigen Zellen unterscheiden. Allerdings besteht auch zwischen diesen zwanzig hellen Zellen des Keimes ausser in Beziehung auf ihre Grösse noch in Beziehung auf ihren Körnchenreichthum ein merklicher Unterschied; jedoch geben sie sich, ebenso wie jene vier Zellen am vegetativen Pol, sofort als einheitliches, zusammengehöriges Ganzes zu erkennen.

Die Furchungshöhle besitzt unmittelbar nach vollendeter Vierundzwanzigtheilung ihre grösste Ausdehnung (Fig. 12 *C*, *fh*). Aber noch bevor die neue Theilung beginnt, flacht sich die Blastosphaera an ihrem vegetativen Pol etwas ab und verliert dadurch ihre kugelige Form.

Nach der Theilung in vierundzwanzig Zellen ändert sich der bisher eingehaltene Furchungsmodus in auffallender Weise.

Das Bild, welches uns Figur 12 *B* vor Augen führt, wird zunächst dadurch verändert, dass sich an den Enden der Querfurche von den beiden Zellen I_1 und I_3 je eine kleine Zelle abschnürt, von denen die eine ein klein wenig weiter nach vorn zu liegen kommt, als die andere (Fig. 13, I_4 und I_5). Unmittelbar darauf theilt sich die hinter der Querfurche gelegene Zelle M in zwei gleich grosse Stücke (Fig. 13 M_1 und M_2). Noch bevor diese Theilung

Digitized by Google

vollendet ist, schnüren sich auch die beiden Zellen I_1 und I_3, welche bereits den zwei kleinen Zellen I_4 und I_5 den Ursprung gegeben haben, in der Mitte ein und theilen sich in zwei gleiche Hälften. Dadurch sind aus den vier grossen Zellen des Vierundzwanzigzellenstadiums neun Zellen geworden (Fig. 13).

Die grosse Zelle I_2, die einzige, welche noch von der Theilung verschont geblieben ist, streckt sich während dieser Vorgänge etwas in die Länge und ragt mit ihrem schmäleren Ende zwischen die beiden Zellen I_4 und I_5, welche die Enden der Querfurche einnehmen, hinein. Aber bald wird auch sie von der Theilung betroffen und in zwei gleich grosse Stücke zerlegt. Fast gleichzeitig theilen sich auch die zwei kleinen Zellen I_4 und I_5 in je zwei gleiche Hälften, deren gegenseitige Lagerung aus den Figuren 14 und 15 zu ersehen ist.

Demnach befinden sich jetzt nicht weniger als zwölf Zellen am vegetativen Pol. Die beiden Zellen M_1 und M_2, Fig. 14, welche der Zelle M, Fig. 12 B, ihren Ursprung verdanken, sind die grössten Zellen des Keimes und nehmen sein späteres Hinterende ein; sie zeichnen sich namentlich durch ihren Körnchenreichthum und ihre grossen, in die Länge gezogenen hellen Kerne aus. Ihnen an Grösse am nächsten kommen die beiden Zellen I_2 und I_7, Fig. 14, welche aus der Zelle I_2, Fig. 12 B, hervorgegangen sind. Darauf folgen die vier Zellen I_1, I_6, I_3 und I_8, die den beiden Zellen I_1 und I_3, Fig. 12 B, den Ursprung verdanken und schliesslich die vier kleinen, in der Mitte gelegenen, verhältnissmässig körnchenarmen Zellen I_4, I_5, I_9 und I_{10}, welche gleichfalls aus den Zellen I_1 und I_3, Fig. 12 B, entstanden sind. Die Kerne der acht peripherisch gelegenen grösseren Zellen sind durchwegs nach aussen gerückt, jene der vier centralen dagegen liegen in der Mitte jeder betreffenden Zelle.

Während sich diese Vorgänge am vegetativen Pol vollziehen, bleiben auch die hellen animalen Zellen, welche den grössten Theil der Wand der Blastosphaera bilden, nicht in Ruhe. Auch sie werden von der Theilung betroffen und der Keim besteht sodann im Ganzen aus etwa fünfzig Zellen.

Die Kerne der hellen animalen Zellen und zum Theil auch jene der dunkeln vegetativen zeichnen sich zu dieser Zeit durch ihre Grösse und den Reichthum an Kernkörperchen aus. Diese, drei bis sieben an der Zahl, liegen ordnungslos in der hellen Substanz jedes Kernes zerstreut, zeigen eine sehr verschiedene Grösse, färben sich mit Carmin intensiv roth und zeichnen sich im frischen Zustande durch

Digitized by Google

ihren hohen Glanz und ihr starkes Lichtbrechungsvermögen aus. Ihre grosse Zahl scheint darauf hinzudeuten, dass die Zellen eine grosse Menge von bildungsfähigem Protoplasma enthalten.

Noch bevor der Keim eine neue, durch Zelltheilung bedingte Veränderung erfährt, schieben sich die beiden kleinen Zellen I_4 und I_5 und zwei animale Zellen über die beiden grossen Zellen M_1 und M_2 hinweg und drängen sie in das Innere der Furchungshöhle (Fig. 15). Damit ist die Bildung der Keimblätteranlagen vollendet. Die hellen animalen Zellen, etwa vierzig an der Zahl, bilden das Ectoderm, die zehn dunkeln vegetativen Zellen I_1-I_{10} das Entoderm und die beiden grossen, in der Furchungshöhle liegenden Zellen M_1 und M_2 das Mesoderm.

Es kann keinem Zweifel unterliegen, dass wir es nunmehr mit einem bilateral-symmetrischen Embryo zu thun haben. Allerdings ist dieser Embryo noch ein unscheinbares, einfaches, zellenarmes Gebilde, ein Gebilde, das noch aller jener Organe entbehrt, die den Organismus kennzeichnen, zu dem es sich entwickelt; aber dennoch ist ihm schon jenes unveräusserliche Kennzeichen aufgeprägt, welches alle Glieder der Bilaterien auszeichnet. Dieses Kennzeichen liegt in dem Besitze jener drei, auf einander senkrecht stehenden, ungleichwerthigen Achsen, welche die dipleure Grundform der Bilaterien charakterisiren. Die erste dieser drei Achsen, die Haupt- oder Sagittalachse, zieht in gerader Richtung von der Gegend der zwei grossen Mesodermzellen, welche das Hinterende des Körpers bezeichnen, nach vorn gegen die beiden grössten Zellen des Entoderms; die zweite, die Dorsoventralachse, zieht von der Nähe des animalen gegen den vegetativen Pol; und die dritte, die Lateralachse, zieht quer von den zwei mittelgrossen Entodermzellen der einen Seite zu jenen der andern.

Werfen wir nun nochmals einen Blick zurück auf die Vorgänge, welche wir bisher kennen gelernt haben!

Wenn wir die einzelnen Furchungsstadien mit einander vergleichen, so fällt uns zunächst die interessante Thatsache in die Augen, dass schon in dem Stadium, in welchem der Keim nur aus vierundzwanzig Zellen besteht, eine vollkommene Sonderung der dreierlei Elemente, aus welchen die einzelnen Keimblätter ihren Ursprung nehmen, existirt. Und wenn wir ferner weniger auf Farbe und Körnchenreichthum, als auf die spätere Bedeutung der einzelnen Zellen Rücksicht nehmen, so finden wir, dass schon jetzt ein Unter-

Digitized by Google

schied zwischen rechts und links, vorn und hinten, Rücken und Bauch vorhanden ist. Ja noch mehr! Selbst schon in dem nächstvorhergehenden Stadium existirt ein solcher Unterschied zwischen den einzelnen Regionen des Körpers! Allerdings ist die Sonderung der Elemente noch nicht so weit gediehen, als in jenem späteren Stadium, aber immerhin hat dieselbe schon so weite Fortschritte gemacht, dass die vier Zellen am vegetativen Pol nicht mehr einander völlig gleichwerthig zur Seite stehen. Denn ein Vergleich mit jenem späteren Stadium lehrt, dass die Zelle *ME* ausser den Ectoderm-Partikelchen, deren sie sich schon bei der nächsten Theilung entledigt, nur mehr Mesoderm-, und nicht auch Entoderm-Partikelchen enthält, während andererseits die drei Zellen EI_1—EI_3 ausser Ectoderm- nur Entoderm-Partikelchen in sich schliessen.

Gehen wir dann noch weiter auf jene Stadien zurück, in welchen der Keim nur aus acht und aus vier Zellen besteht, so tritt uns auch hier schon eine nicht unbeträchtliche Verschiedenheit in der Bedeutung der einzelnen Elemente entgegen. Der Unterschied gegen später liegt nur darin, dass die grossen Zellen sich noch nicht so weit von ihren Ectoderm-Partikelchen befreit haben.

Und wenn wir schliesslich noch das Zweizellenstadium ins Auge fassen, so sehen wir, dass selbst schon zu dieser frühen Zeit die Zellen nicht mehr einerlei Bedeutung besitzen. Denn es enthält jetzt nur mehr die eine der beiden Zellen, ähnlich wie der ungefurchte Keim, Partikelchen aller drei Keimblätter, die andere dagegen bloss mehr Ectoderm- und Entoderm-Partikelchen.

Unwillkürlich drängt sich uns nun die Frage auf, ob wir nicht auch schon in der ungefurchten Eizelle eine ganz bestimmte und gesetzmässige Anordnung und Vertheilung der Protoplasma-Partikelchen und -Molecüle anzunehmen haben. Und in der That, eine solche Annahme erscheint uns viel wahrscheinlicher, als etwa die in jüngster Zeit von Götte ausgesprochene Ansicht, dass das Ei eine todte, unorganisirte Masse sei, oder aber als die von manchen Forschern, die sich gern mit ihrem Monismus oder Materialismus brüsten, mit besonderer Vorliebe vertretene Ansicht, dass das Ei nichts weiter, als ein Klümpchen höchst einfacher protoplasmatischer Substanz sei, aus der sich erst später die einzelnen Molecüle wie aus einem chaotischen Wirrsal nach ihren gegenseitigen »Verwandtschaften« zusammenfänden. Als ob mit solchen und ähnlichen Behauptungen die Schwierigkeiten, welche der Erklärung einer entwicklungsgeschichtlichen Erscheinung im Wege stehen, beseitigt werden könnten! Als ob nicht schon in

Digitized by Google

dem Worte Protoplasma allein das ganze Räthsel des Lebens und der Entwicklung läge! Müssen wir aber schon das Protoplasma jeder Muskel- oder Nervenzelle als eine ausserordentlich complicirte Substanz betrachten, um wie viel mehr erst das Protoplasma der Eizelle, aus der die verschiedensten Gewebe des Körpers ihren Ursprung nehmen.

Wir wollen nun die Furchung von Planorbis mit der Furchung anderer Gastropoden vergleichen und untersuchen, ob und in wie fern sich ein gemeinsames Schema der Gastropoden-Furchung aufstellen lasse.

Wie es scheint, erfolgt die Furchung bei allen Pulmonaten in wesentlich derselben Weise, wie bei Planorbis. Nur mit Rücksicht auf Farbe und Körnchenreichthum zeigen die Furchungskugeln bei den verschiedenen Arten und Gattungen eine geringe Verschiedenheit. So sind die Keime und Furchungskugeln von Planorbis corneus reicher, jene von Planorbis nitidus ärmer an Körnchen, als die von Planorbis marginatus und carinatus. Ziemlich reich an Dotterkörnchen sind ferner die Keime von Limnaeus, etwas weniger reich jene von Physa und Ancylus. In keinem Falle ist aber die Menge der Körnchen so bedeutend, dass dadurch eine wesentliche Aenderung in der relativen Grösse der Furchungskugeln bedingt würde. Die Furchung der Landpulmonaten scheint nach den Angaben WARNECK's [1] und namentlich FOL's [2] mit der Furchung der Süsswasser-Pulmonaten übereinzustimmen [3].

---

[1] BRONN (KEFERSTEIN) »Klassen und Ordnungen des Thierreiches.« III. Bd. 2. Abth., bildet nach WARNECK den Keim von Limax agrestis während und nach vollendeter Achttheilung ab. (Taf. CVI, Fig. 6 und 7.)

[2] FOL bemerkt über die Furchung der Pulmonaten in seinem kleinen Aufsatze »Sur le développement des Gastéropodes pulmonés.« (Compt. rend. 1875): »La segmentation a lieu d'une manière conforme à ce qui s'observe chez les Hétéropodes. Chez tous, il y a segmentation totale, ménant à la formation d'une blastosphère, dont la moitié nutritive composée d'éléments plus gros et plus riches en protolécithe, s'invagine dans l'autre moitié.«

[3] OSCAR SCHMIDT (»Ueber die Entwicklung von Limax agrestis.« MÜLLER's Arch. f. Anat., Phys. u. wiss. Med. 1851) und CARL GEGENBAUR (»Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Landgastropoden.« Zeitschr. f. wiss. Zool. 1851) machen keine bemerkenswerthen Angaben über die Furchung. Eine für die damalige Zeit gute Darstellung derselben gaben P. J. VAN BENEDEN und WINDISCHMANN (»Recherches sur l'embryogénie des Limaces.« MÜLLER's Arch. 1841). Die Angaben v. IHERING's über die Furchung von Helix (»Entwicklungsge-

Digitized by Google

Als eine eigenthümliche Erscheinung verdient noch hervorgehoben zu werden, dass die Furchung von Paludina vivipara nicht unbeträchtlich von der Furchung ihrer nächsten Verwandten abweicht und mit jener der Pulmonaten übereinstimmt. Diese Thatsache findet offenbar darin ihre Erklärung, dass die Keime von Paludina vivipara viel ärmer an Körnchen sind, als jene ihrer nächsten Verwandten, — ein Umstand, der seinerseits wieder davon abzuhängen scheint, dass die Menge des Eiweisses, in dem die Keime dieser Schnecken schwimmen, eine ganz ausserordentlich grosse ist[1]).

Mit der Furchung der Pulmonaten stimmt die Furchung der Dermatobranchier in hohem Grade überein. Um dies zu erweisen, will ich in Kürze die Furchung von Doto coronata, welche ich im Jahre 1875 in Triest beobachtet habe, beschreiben. — Die Zweitheilung erfolgt bei Doto in derselben Weise, wie bei Planorbis. — Die Viertheilung unterscheidet sich von derjenigen von Planorbis nur dadurch, dass die Theilung der einen der beiden Furchungskugeln etwas früher erfolgt, als jene der anderen. Eine Andeutung dieses Verhaltens haben wir übrigens auch bei Planorbis

---

schichte von Helix.« Jen. Zeitschr. f. Naturw. IX. Bd., 1875) sind nur bis zur Viertheilung richtig. Eigenthümlich klingt seine Bemerkung, dass die Ectodermzellen, nachdem sie bereits das Entoderm »umwachsen« haben, »einen feinen durchsichtigen Ueberzug« bilden, den man an der betreffenden Zeichnung »nicht als solchen erkennen kann« (l. c. p. 338). Die Darstellung, welche Al. Brandt (»Bemerkungen über die Eifurchung und die Betheiligung des Keimbläschens an derselben.« Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. XXVIII, 1877) von der Furchung von Limnaeus gibt, ist ganz verfehlt. Dieser Forscher behauptet auch, an den Keimen von Limnaeus eine Dotterhaut gesehen zu haben. Es wäre Herrn Brandt dringend anzurathen, erst die Anfangsgründe der Histologie zu studiren und sich darüber zu informiren, was eigentlich eine Zelle ist, bevor er es unternehme, »über das wesentliche Moment im Furchungsprocesse bei allen Thieren« (pag. 605) ein Urtheil abzugeben. — Ein Fehler, der sich durch fast alle älteren Arbeiten über Gastropoden-Entwicklung hindurchzieht und der erst durch Fol endgiltig beseitigt worden ist, besteht darin, dass die meisten Forscher die vier kleinen, aus der Achttheilung hervorgegangenen Zellen sich rasch theilen und dann die grossen Zellen überwachsen lassen. Offenbar hat man sich dabei nie die Frage vorgelegt, woher denn eigentlich jene kleinen Zellen das Material für die Bildung so zahlreicher Elemente nehmen sollten.

[1]) Ich kann Bütschli nicht zustimmen, wenn er behauptet (»Entwicklungsgeschichtliche Beiträge. I. Zur Entwicklungsgeschichte von Paludina vivipara.« Z. f. w. Z. Bd. XXIX), die Blastosphaera von Paludina vivipara besitze keine Furchungshöhle. Es ist vielmehr, wie ich mich überzeugt habe, ganz wohl eine solche vorhanden, wenn sie auch beträchtlich kleiner ist als bei Planorbis. Die Zeichnung Ray Lankester's entspricht ziemlich gut dem wahren Sachverhalte.

Digitized by Google

gefunden, nur war die Differenz in Beziehung auf die Zeit des Sichtbarwerdens beider Furchen nicht so bedeutend. — Die Achttheilung zeigt nichts Abweichendes von derjenigen von Planorbis; auch die gegenseitige Lagerung der Zellen ist dieselbe (Taf. XXXVIII, Fig. 1). — Die Zwölftheilung geht in der Weise vor sich, dass sich zuerst die eine, dann die andere und schliesslich die beiden letzten grossen Zellen in je zwei Stücke theilen, so dass der Keim der Reihe nach aus neun (Taf. XXXVIII, Fig. 2), aus zehn (Fig. 3) und schliesslich aus zwölf Zellen besteht (Fig. 4). Bei Planorbis lässt sich, wie wir gesehen haben, keine bestimmte Aufeinanderfolge in dieser Theilung wahrnehmen. — In Beziehung auf die Vierundzwanzigtheilung habe ich nichts Abweichendes von der betreffenden Theilung bei Planorbis wahrnehmen können (Fig. 5).

In derselben Weise, wie bei Doto erfolgt auch die Furchung bei Tergipes, Aeolis und wahrscheinlich bei allen Dermatobranchiern [1].

Die Furchung der Dermatobranchier stimmt also in allen wesentlichen Punkten mit der Furchung der Pulmonaten überein und weicht nur insofern von ihr ab, als sie etwas langsamer erfolgt, als diese. Diese Verlangsamung spricht sich namentlich in dem trägeren Verlaufe der Vier- und Zwölftheilung aus und ist, wie sich bald noch klarer herausstellen wird, die Folge des grösseren Körnchenreichthums der Dermatobranchierkeime.

Beträchtlich grösser, als zwischen der Furchung der Pulmonaten und Dermatobranchier ist der Unterschied zwischen der Furchung der Pulmonaten und Dermatobranchier auf der einen und der He-

[1] Die Darstellung, welche v. IHERING von der Furchung von Tethys gibt (»Tethys. Ein Beitrag zur Phylogenie der Gastropoden.« Morphol. Jahrb. II. Bd. 1876), kann unmöglich dem wahren Sachverhalte entsprechen. v. IHERING gibt zwar ausdrücklich an, dass die Ontogenese von Tethys »in genau derselben Weise« verlaufe, wie bei anderen von ihm daraufhin untersuchten Opisthobranchiern, namentlich auch wie bei den Aeolidiern, und doch beschreibt er die Furchung folgendermassen: »Die Furchung ist von Anfang an eine ungleichmässige, indem durch dieselbe das Ei zunächst in zwei ungleich grosse Furchungskugeln zerfällt, von denen die grössere dunklere sich sehr viel langsamer weiterhin theilt, die kleinere hellere aber durch fortgesetzte Theilungen bald eine grössere Anzahl kleiner blasser Zellen liefert, welche die grossen Kugeln umwachsen. Dieser Umwachsungsprocess ist meist schon beendet, wenn die Zahl der inneren aus der grossen dunklen ersten Furchungskugel hervorgegangenen Zellen noch nicht mehr als 2—3 beträgt« (pag. 51). Ich muss fast annehmen, dass die von v. IHERING untersuchten Eier überhaupt keinem Gastropoden angehört haben.

Digitized by Google

teropoden[1]) und vieler Prosobranchier auf der andern Seite. Sowohl bei den Heteropoden (Firoloides, Pterotrachaea), als namentlich bei vielen Prosobranchiern (Bithynia tentaculata [Paludina impura], Calyptraea[2]), Trochus[3]), Entoconcha[4]), Fusus[5]) und Anderen) ist die Grössendifferenz der einzelnen Furchungskugeln und die Verlangsamung der Furchung viel beträchtlicher, als in den bisher besprochenen Fällen. Eine kurze Beschreibung der Furchung von Bithynia wird dies erweisen. — Die Zweitheilung unterscheidet sich nicht wesentlich von der von Planorbis und Doto. — Die Viertheilung erfolgt dagegen schon etwas langsamer; denn, wenn die eine Furche bereits vollkommen durchgeschnitten hat, ist die Theilung der anderen Zelle kaum halb vollendet. — Die Achttheilung stimmt in allen wesentlichen Punkten mit der von Planorbis und Doto überein; nur ist die Grössendifferenz der zweierlei Zellen etwas bedeutender (Taf. XXXVIII, Fig. 6). — Die Zwölftheilung zeichnet sich dadurch aus, dass die vier vegetativen

---

[1]) Hermann Fol, »Études sur le développement des Mollusques. II. Mém.: Sur le développement embryonnaire et larvaire des Hétéropodes«. Arch. de Zool. exp. et gén. Vol. V. Fol theilt mit, dass bei den Heteropoden (Pterotrachaea) die Furchung gleichfalls schon frühzeitig (offenbar aber erst nach dem Vierundzwanzig-Zellenstadium) anfange, von der bisher eingehaltenen Vermehrung in arithmetischer Progression abzugehen und nun in anderer Weise zu verlaufen scheine. Er beschreibt zwei, wie mir scheint, nicht ganz normale Stadien und sagt dann, es würde ihm nicht schwer fallen, auch noch die weiteren Theilungen Schritt für Schritt zu beschreiben. Er unterlässt dies aber, um, wie er meint, »den Leser nicht zu ermüden«. Dieses Zartgefühl für den Leser ist denn doch, wie mir scheint, hier nicht recht am Platze (l. c. pag. 12).

[2]) W. Salensky (»Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Prosobranchien.« Z. f. w. Z. XXII. Bd., 1872) beschreibt die Furchung von Calyptraea bis zur Achttheilung richtig. Die Abhandlung Stepanoff's über Calyptraeaentwicklung war mir nicht zugänglich. Ant. Stecker (»Ueber die Furchung und Keimblätterbildung bei Calyptraea.« Morphol. Jahrb. II. Bd. 1876) beschreibt die Furchung unrichtig, bildet aber das Stadium von acht Zellen richtig ab.

[3]) Ausser der citirten Abhandlung Salensky's, in welcher er die Furchung von Trochus gleichfalls bis zur Achttheilung richtig beschreibt, vgl. noch Haeckel (»Die Gastrula und die Eifurchung der Thiere.« Jen. Zeitschr. f. Nat. IX. Bd. 1875). Haeckel bildet auf Taf. VII, Fig. 103—110, mehrere Furchungsstadien einer Schnecke, wahrscheinlich Trochus, ab.

[4]) Joh. Müller, »Ueber Synapta digitata und über die Erzeugung von Schnecken in Holothurien, 1852.« Daraus in Bronn, l. c. Taf. XCIII, Fig. 13, das Stadium von acht Zellen abgebildet.

[5]) N. Bobretzky, »Studien über die embryonale Entwicklung der Gastropoden.« Arch. f. mikr. Ant. XIII. Bd. 1876.

Digitized by Google

Theilungsproducte der vier grossen Zellen um ein Mehrfaches grösser sind, als die vier animalen. Ob aber bei Bithynia ähnlich wie bei Doto eine bestimmte Aufeinanderfolge in der Theilung existirt, vermag ich nicht anzugeben. — Eine sehr bedeutende Verlangsamung zeigt die Theilung in vierundzwanzig Zellen. Diese erfolgt nämlich nicht wie bei Planorbis und Doto in der Weise, dass sich alle Zellen gleichzeitig oder doch in unmerklichen Intervallen theilen, sondern es schreitet die Theilung allmälig vom animalen gegen den vegetativen Pol fort. Es muss also der Keim der Reihe nach aus sechzehn, zwanzig und endlich aus vierundzwanzig Zellen bestehen. Von diesen drei Stadien habe ich nur das erste genauer beobachtet und Taf. XXXVIII, Fig. 7 in der Ansicht vom animalen Pol und von der Seite abgebildet.

In ganz ähnlicher Weise, wie bei Bithynia, erfolgt nach Fol auch die Furchung bei den Heteropoden; wir haben der Abhandlung dieses Forschers die beiden Figuren 14 und 15, Taf. XXXVIII, entnommen, von denen die eine den Keim von Pterotrachaea nach vollendeter Zwölftheilung, die andere den Keim von Firoloides nach vollendeter Achttheilung darstellt.

Wenn die Menge des Dottermaterials noch bedeutender wird, als bei Bithynia, Fusus, Firoloides, Pterotrachaea und Anderen, so tritt die Differenz in der Grösse der Furchungskugeln noch früher und noch entschiedener hervor. Dies ist vor Allem bei den Pteropoden[1]) der Fall. Hier (Cavolinia, Cymbulia, etc.) zeigt sich schon bei der Zweitheilung eine beträchtliche Ungleichheit in der Grösse der Furchungskugeln[2]). Die nächste Folge davon ist, dass auch in den späteren Stadien die Grössendifferenz der Zellen eine sehr bedeutende ist. Es sind daher in der Folge stets drei Furchungskugeln grösser und körnchenreicher als die übrigen, und also auch grösser als die vierte der vier grossen Furchungskugeln. Abgesehen von dieser Grössendifferenz der vier vegetativen Zellen zeigt die Furchung der Pteropoden, wie aus unseren Figuren 16, 17 u. 18, Taf. XXXVIII, welche wir der Abhandlung Fol's über Pteropodenentwicklung entnommen haben und welche uns die Furchung von Cavolinia vergegenwärtigen, klar hervorgeht, die grösste Aehnlichkeit mit der

[1]) Herm. Fol, »Études sur le développement des Mollusques. I. Mém. Sur le développement des Ptéropodes.« Paris 1875. Unsere Abbildungen sind der ersten Tafel, Fig. 8, 9 und 10 entnommen.

[2]) Dies gilt nur für die thecosomen Pteropoden.

Digitized by Google

Furchung von Bithynia und den Heteropoden. Namentlich möchten wir darauf aufmerksam machen, dass das in Fig. 18 abgebildete Stadium von Cavolinia in ganz unverkennbarer Weise mit dem in Fig. 7 abgebildeten Stadium von Bithynia übereinstimmt. Dieses Stadium lehrt uns zugleich, dass die Verlangsamung des Furchungsprocesses, die wir schon früher im Verein mit massenhafter Ansammlung von Dottermaterial angetroffen haben, auch bei den Pteropoden statthat.

In sehr interessanter Weise verläuft die Furchung der Pleurobranchier (Acera, Aplysia). Nach LANGERHANS[1]) zerfällt der Keim von Acera zuerst in eine kleine, helle und in eine grosse, dunkle Kugel. Darauf theilen sich beide in je zwei gleiche Hälften, so dass nunmehr der Keim aus vier Zellen besteht, von denen je zwei einander in Grösse und Körnchenreichthum gleichen. Die weitere Furchung wird aber von dem genannten Forscher in unrichtiger Weise beschrieben. Ich will sie daher, soweit es mir möglich ist, nach meinen eigenen Beobachtungen darstellen. Der jüngste Keim von Acera bullata, den ich zu beobachten Gelegenheit hatte, bestand aus neun Zellen, von denen wieder vier unter einander gleich gross waren und den animalen Pol einnahmen (Taf. XXXVIII, Fig. 8). Es kann keinem Zweifel unterliegen, dass dieses Stadium dem in Fig. 2 abgebildeten Stadium von Doto entspricht. Wir müssen daher annehmen, dass nach der Viertheilung jede Furchungskugel wieder eine kleine Zelle producirte, worauf, wie bei Doto, eine der vier grossen Zellen wieder in zwei Stücke zerfiel. Von dem Stadium der Neuntheilung geht der Keim durch das Stadium der Zehntheilung (Fig. 9) zur Zwölftheilung über (Fig. 10). In dem letzten, von mir genauer beobachteten Furchungsstadium bestand der Keim aus zwanzig Zellen, deren gegenseitige Lagerung aus Fig. 11 zu ersehen ist.

Einer besonderen Erwähnung bedarf endlich noch die Furchung von Nassa mutabilis. Hier löst sich nach BOBRETZKY[2]) während der Zweitheilung der grösste Theil des Dottermaterials in Form einer mächtigen, tiefbraun gefärbten Kugel ab, so dass in dem Stadium der Zweitheilung der Keim scheinbar aus drei Zellen besteht.

---

[1]) PAUL LANGERHANS, »Zur Entwicklung der Gastropoda Opisthobranchia« Z. f. w. Z. XXIII. Bd. 1873. Nach LANGERHANS sollen nach der Viertheilung die beiden grossen Zellen vollkommen passiv bleiben und von den kleinen, die sich rasch vermehren, umwachsen werden.

[2]) N. BOBRETZKY, l. c. pag. 102 ff.

Digitized by Google

Jedoch weist der Umstand, dass die grosse Dotterkugel weder feinkörnige Substanz, noch einen Kern enthält, ganz unzweideutig darauf hin, dass wir es nur mit zwei Zellen und einem, von diesen abgelösten, mächtigen Nahrungsdotter zu thun haben. Dieser Nahrungsdotter schmilzt aber alsbald wieder mit einer der beiden Zellen zu einer gemeinsamen Masse zusammen, um sich während der Viertheilung abermals abzulösen und schliesslich, wie es scheint, endgültig mit einer der vier Zellen zu verschmelzen. Die Folge davon ist, dass der Keim in dem Stadium der Achttheilung und später eine noch viel bedeutendere Grössendifferenz der Furchungskugeln aufweist, als bei Acera und den Pteropoden. Aber trotz dieser Differenz tritt, wie aus den Figuren 12 und 13, welche wir der betreffenden Abhandlung BOBRETZKY's entnommen haben, klar hervorgeht, die Uebereinstimmung der Furchung von Nassa mit der der anderen Gastropoden ganz unverkennbar hervor.

In einer ganz eigenthümlichen Weise scheint auch die Furchung der mit Nassa nahe verwandten Purpura zu verlaufen. Jedoch sind die Beobachtungen SELENKA's[1]) und ROBIN's[2]), welche darüber vorliegen, zu ungenau und unvollständig, als dass es möglich wäre, näher darauf einzugehen.

Die bisherigen Beobachtungen über die Furchung der Gastropoden berechtigen uns demnach zur Aufstellung folgender Sätze:

1) eine massenhafte Ansammlung von Nahrungsdotter übt einen verlangsamenden Einfluss auf den ersten Verlauf der Entwicklung aus; und
2) eine massenhafte Ansammlung von Nahrungsdotter verursacht eine mehr oder weniger beträchtliche Grössendifferenz der Furchungskugeln.

Wir wollen zunächst den ersten dieser Sätze etwas näher ins Auge fassen.

Es stelle umstehende Figur den Keim eines typischen Gastropoden dar. Der animale Pol *P* soll gegen den Beschauer gekehrt sein, der vegetative Pol hinter der Fläche des Papiers liegen. Die

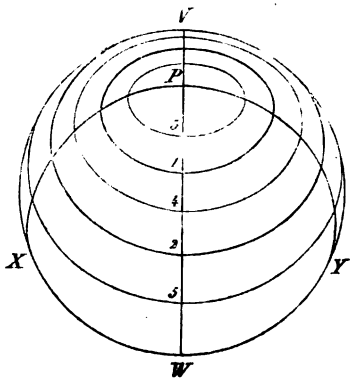
[1]) E. SELENKA, »Die Anlage der Keimblätter bei Purpura lapillus.« Nied. Arch. f. Zool. 1872.

[2]) CHARLES ROBIN, »Mémoire sur le développement émbryogenique des hirudinées.« Mém. de l'Acad. des sciences de l'institut de France, Tome XL.

Digitized by Google

beiden Meridianfurchen XPY und VPW sollen den Keim zuerst in vier Stücke zerlegen. Darauf soll sich ein System von Aequatorialfurchen in den Keim einzusenken beginnen. Zuerst soll die Furche 1 den Keim in acht Stücke zerlegen; sodann die Furche 2 zur Zwölftheilung führen. Darauf sollen langsam und in gewissen Intervallen die Furchen 3, 4 und 5 den Keim der Reihe nach in sechzehn zwanzig und schliesslich in vierundzwanzig Stücke zerlegen. Die Zahl der Furchungskugeln würde also in folgender Weise zunehmen müssen: 4 . . . 8 . . . 12 . . . 16 . . . 20 . . . 24 oder, anders ausgedrückt: $4 + 4 + 4 + 4 + 4 + 4$.

Fig. 1.



In dieser Weise erfolgt, wie wir gesehen haben, in der That die Furchung bei denjenigen Keimen, welche einen reichlichen Nahrungsdotter enthalten, also bei den Keimen der Pteropoden, Pleurobranchier, Heteropoden und der meisten Prosobranchier.

Bei den Dermatobranchiern und Pulmonaten dagegen, deren Keime nur wenig Nahrungsdotter enthalten, haben wir die Furchung in der Weise ablaufen sehen, dass die Zellvermehrung zwar bis zur Zwölftheilung mit jener der früher erwähnten Gastropoden übereinstimmte, dass aber dann die Stadien der Sechzehn-, Zwanzig- und Vierundzwanzigtheilung in eines zusammengezogen waren, so dass der Keim direct von der Zwölf- zur Vierundzwanzigtheilung übergeführt wurde. Diese Zusammenziehung wurde offenbar dadurch bewirkt, dass nach der Zwölftheilung die Furchen 3, 4 und 5 nicht, wie früher, nach einander, sondern gleichzeitig mit einander auftraten, so dass also die Zellvermehrung in folgender Weise erfolgte: 4 . . . 8 . . . 12 . . . 24 oder, anders ausgedrückt: $4 + 4 + 4 + (4 + 4 + 4)$.

Daraus geht hervor, dass bei den Keimen mit reichlichem Nahrungsdotter von dem Zeitpunkte an, als die Aequatorialfurchen auftreten, die Zellvermehrung in arithmetischer, bei den Keimen mit spärlichem Nahrungsdotter dagegen zuerst in arithmetischer, sodann aber in geometrischer Progression erfolgt[1].

[1] Dass die Zellvermehrung bei den Pteropoden in arithmetischer Progression erfolgt, hat zuerst Fol erkannt. Bobretzky kam, wie er sagt, hinsichtlich der

Digitized by Google

Dass unser Satz auch in umgekehrter Fassung seine Giltigkeit hat, dass also, mit anderen Worten, ein Mangel an Nahrungsdotter den raschen Ablauf der Furchung begünstigt, ergibt sich aus dem Gesagten von selbst.

Was unseren zweiten Satz betrifft, so leuchtet ein, dass bei reichlichem Nahrungsdotter diejenigen Furchungskugeln, welche mehr Nahrungsdotter enthalten, grösser sein müssen, als die übrigen. Je grösser also die Menge des Dotters ist, desto bedeutender muss auch die Grössendifferenz der Furchungskugeln sein. Wenn endlich die Menge des Nahrungsdotters so beträchtlich wird, dass dadurch der normale Verlauf der Furchung gehindert oder gestört werden könnte, so wird es dazu kommen müssen, dass sich schon vor dem Beginn der Furchung der Bildungsdotter vom Nahrungsdotter löst und dieser an der Furchung selbst ganz unbetheiligt bleibt. Einen Uebergang zu diesem Verhalten stellt der Fall von Nassa dar. Eine völlige Ablösung des Bildungsdotters vom Nahrungsdotter vor dem Beginn der Furchung ohne nachträgliche Verschmelzung mit einer der gebildeten Furchungskugeln scheint sich bei den Gastropoden nirgends zu finden. Dagegen kommt sie nach Bobretzky[1]) bei Oniscus und nach Al. Schultz[2]) bei Torpedo vor. Bei den Vögeln, Reptilien, Knochenfischen und Cephalopoden, deren Furchung durchweg »discoidal« ist, scheint es zwar zu keiner scharfen Trennung der beiderlei Substanzen des Eies zu kommen, jedoch kann man sich, wie ich glaube, immerhin erlauben, eine solche Trennung zu supponiren. Jedenfalls wird dadurch das Verständniss der Furchung

---

Prosobranchier ganz selbständig zu demselben Resultat (l. c. p. 154). Beide Forscher haben das »Furchungsgesetz« der Gastropoden in den Hauptzügen ganz richtig erkannt, doch will Fol auch eine Uebereinstimmung der Gastropodenfurchung mit der Furchung der Lamellibranchiaten erkennen (Heteropoden, p. 41). Eine solche Uebereinstimmung existirt aber in Wirklichkeit nicht. Vgl. meine Abhandlung »über die Entwicklungsgeschichte der Malermuschel« Jen. Zeitschr. f. Nat. X. Bd. 1876. Wenn man die Furchung zweier Thiergruppen mit einander vergleichen will, muss man mit jenen Stadien beginnen, in welchen die Aequatorialfurchen auftreten; sonst könnte man schliesslich noch dazu kommen, eine Uebereinstimmung zwischen der Furchung der Hydromedusen und des Amphioxus herauszufinden.

[1]) N. Bobretzky, »Zur Embryologie des Oniscus murarius.« Z. f. w. Z. XXIV, 1874; pag. 180, Taf. XXI, Fig. 1.

[2]) Al. Schultz, »Beitrag zur Entwicklungsgeschichte der Knorpelfische.« Arch. f. m. Anat. XIII. Bd. 1877. »Von den aus feinkörnigen Elementen bestehenden, im unbefruchteten Ei das Keimbläschen umgebenden Dotter scheidet sich mit eintretender Befruchtung ein deutlich begrenzter Abschnitt, an welchem allein der Furchungsprocess abläuft« (pag. 467). Diesen Theil des Bildungsdotters allein nennt Schultz »Keim«.

Digitized by Google

und die Zurückführung derselben auf eine einfache Zelltheilung in hohem Grade erleichtert.

Wenn es nun aber auch keinem Zweifel unterliegen kann, dass die Grösse des Nahrungsdotters die Grösse der Furchungskugeln beeinflusst, so bleibt doch immer noch die Frage offen, wie es denn komme, dass nicht überall die zwei oder vier ersten Furchungskugeln, ähnlich wie bei Planorbis, unter sich gleich und nur im Verhältniss zu den entsprechenden Furchungskugeln anderer Gastropoden verschieden gross sind. Die Grösse des Nahrungsdotters kann hierbei wohl kaum in Betracht kommen; denn sicherlich ist der Keim von Bithynia oder Natica ebenso reich an Nahrungsdotter, als der Keim von Acera oder Aphysia, und doch sind in jenem Falle die vier ersten Furchungskugeln gleich, in diesem verschieden gross. Warum, so lautet also die Frage, sind bei den Pteropoden in dem Stadium von vier Zellen drei Zellen grösser, als die vierte, warum sind bei den Pleurobranchiern zwei Zellen grösser, als die beiden anderen, warum endlich übertrifft bei Nassa eine Zelle so bedeutend die übrigen? Die Antwort darauf ist leicht gegeben, wenn wir eine verschiedene Vertheilung des Nahrungsdotters in den Keimen der verschiedenen Gastropoden annehmen. Die Beobachtungen sind auch in der That einer solchen Annahme in hohem Grade günstig. Wir wollen daher annehmen, dass bei der Mehrzahl der Prosobranchier der Nahrungsdotter ziemlich gleichmässig um den vegetativen Pol und den vegetativen Abschnitt der Hauptachse des Keimes herum angeordnet ist, bei den Pteropoden dagegen hauptsächlich rechts, links und hinten, bei den Pleurobranchiern ferner vorwiegend hinten und zu einer Seite und bei Nassa endlich, seiner Hauptmasse nach, hinten [1]).

Der Holzschnitt Fig. 2, welcher uns diese viererlei Keime in der

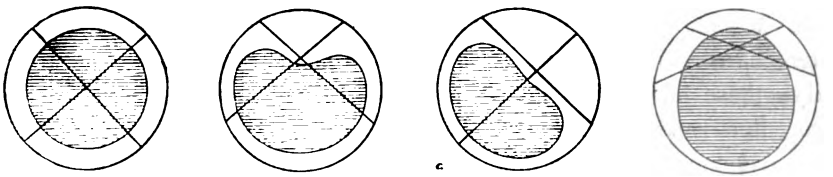
---

[1]) Fol gibt an (pag. 114), dass bei den Pteropoden das künftige Vorderende auf dem Vierzellenstadium von einer der drei grossen, nutritiven Zellen eingenommen wird und nennt diese »la cellule nutritive céphalique«. Ich habe aber hier eine Verwechselung angenommen, weil aus einigen Schnitten Bobretzky's durch Keime von Nassa hervorgeht, dass hier der Nahrungsdotter der Hauptmasse nach nach hinten liegt (Fig. 29 und 30, Taf. IX), und weil es nicht sehr wahrscheinlich ist, dass der Nahrungsdotter bei den einen Gastropoden hinten und bei den andern vorn liegt. Aber selbst, wenn dies der Fall wäre, würde dadurch die oben ausgesprochene Ansicht, dass der Nahrungsdotter in den verschiedenen Keimen in verschiedener Weise angeordnet sei, nicht die geringste Einbusse erleiden.

Digitized by Google

Ansicht vom vegetativen Pol vor Augen führen soll, zeigt die verschiedene Vertheilung des Nahrungsdotters und die Richtung der beiden ersten Furchen bei Bithynia, Cavolinia, Acera und Nassa in grobschematischer Weise:

Fig. 2.



Wir sehen also, dass die Grösse der Furchungskugeln in erster Linie von der Menge und in zweiter von der Vertheilung des Nahrungsdotters abhängig ist. Ein dritter Factor, der dieselbe beeinflusst, liegt allem Anscheine nach in der verschiedenen morphologischen und physiologischen Bedeutung der einzelnen Zellen. Wir wollen aber auf diese Frage hier nicht näher eingehen, sondern verweisen auf unsere betreffenden Auseinandersetzungen in der Abhandlung »über die Entwicklungsgeschichte der Malermuschel«.

Wenn wir unsere Betrachtungen kurz zusammenfassen, so gelangen wir zu folgendem Schlusse: Die Furchung zeigt bei allen Gastropoden trotz der durch die verschiedene Menge und Vertheilung des Nahrungsdotters verursachten Modificationen eine tiefgreifende typische Uebereinstimmung. Diese Uebereinstimmung gibt sich zuerst in dem Achtzellenstadium zu erkennen und liegt in dem gleichzeitigen Auftreten von vier kleinen, unter sich gleich grossen, animalen Zellen[1] und in dem eigenthümlichen Lagerungsverhältniss derselben zu den vier grossen Furchungskugeln. Dieses Lagerungsverhältniss ist auch für die folgenden Stadien charakteristisch. Mag die Furchung wie immer verlaufen, mag die Grösse des Nahrungsdotters noch so bedeutend sein, — die gegenseitige Lagerung der Zellen bleibt immer dieselbe. Diese Thatsache deutet mit grosser Entschiedenheit darauf hin, dass auch die Bedeutung der einzelnen Furchungskugeln bei allen Gastropoden im Wesen dieselbe ist. Wir dürfen daher annehmen, dass zum Beispiel eine Zelle, welche bei Planorbis nur Ectoderm-Partikelchen

[1] Dies habe ich zuerst in der Abhandlung über Muschelentwicklung ausgesprochen und durch ein Schema erläutert (l. c. pag. 32, Separatausgabe).

Digitized by Google

enthält, bei Doto oder Nassa nicht auch Mesoderm- oder Entoderm-Partikelchen enthalten kann.

Schon aus dieser auffallenden Uebereinstimmung des Furchungsprocesses allein geht mit unleugbarer Sicherheit hervor, dass die vor wenigen Jahren von HERMANN v. IHERING aufgestellte Hypothese eines polyphyletischen Ursprungs der Gastropoden völlig unhaltbar ist. Müssen schon der anatomische Bau und die gegenseitige Lagerung der charakteristischen Organe des Gastropodenkörpers eine derartige Hypothese im hohen Grade sonderbar erscheinen lassen, so wird sie von der Entwicklungsgeschichte, diesem »wahren Lichtträger für Untersuchungen über organische Körper,« vollends widerlegt. Wenn aber v. IHERING, der Logik der Thatsachen zum Trotze, seine Hypothese noch weiterhin aufrecht erhalten will, so wird es seine Aufgabe sein, die unzweifelhafte Uebereinstimmung in der Entwicklung sämmtlicher Gastropoden rationell zu erklären. Unserer innersten Ueberzeugung nach ist eine solche rationelle Erklärung nur dann möglich, wenn man an dem monophyletischen Ursprunge der Gastropoden, an dem ausser v. IHERING bisher Niemand zu zweifeln sich veranlasst sah, unerschütterlich festhält. Im anderen Fall wird man zu der Annahme von »Fälschungen« und dergleichen seine Zuflucht nehmen und den ganzen Kram bequemer Phrasen hervorholen müssen, die stets zur Hand sind, wenn es gilt, seine Unwissenheit durch Worte zu verdecken.

II. Periode.

Von der Bildung der Keimblätter bis zur Störung der bilateralen Symmetrie.

Wir haben den Embryo verlassen, als er bereits mit den Anlagen aller drei Keimblätter ausgestattet war. Das Ectoderm bestand aus etwa vierzig Zellen, die sich durch ihr helles, körnchenarmes Protoplasma vor allen übrigen Elementen des Embryo auszeichneten. Das Entoderm wurde von zehn Zellen gebildet, deren Körnchenreichthum und Undurchsichtigkeit sie deutlich von den Ectodermzellen unterscheiden liess; es bildete einen scharf umschriebenen, dreieckigen Zellencomplex, dessen spitzes Ende nach vorn, dessen breite Basis nach hinten gerichtet war. Die vier kleinen Zellen (I_4, I_5, I_9 und I_{10}, Fig. 15), welche die Mitte dieses

Digitized by Google

Zellencomplexes einnahmen, waren heller und körnchenärmer, als die sechs Randzellen, und es erschien daher das Entoderm bei durchfallendem Lichte in der Mitte durchscheinend, am Rande dunkel. Ectoderm und Entoderm zusammen bildeten die Wand einer einschichtigen, mit klarer, farbloser Flüssigkeit erfüllten Blase, in welcher, sich der Wand dicht anschmiegend, zwei grosse, dunkle Zellen gelegen waren, deren Körnchenreichthum und eigenthümliche Lagerung uns eine besondere Bedeutung derselben vermuthen liess. Diese beiden Zellen bildeten die erste Anlage des Mesoderms. Sie nahmen das künftige Hinterende des Embryo ein und waren streng symmetrisch zu beiden Seiten der Medianebene des kleinen Embryo angeordnet. Ihr Verhältniss zu Ectoderm und Entoderm war überdies noch dadurch charakterisirt, dass sie an der Uebergangsstelle dieser beiden Keimblätter, also auf jenem kritischen, neutralen Boden, gelegen waren, welcher aller Wahrscheinlichkeit nach für die Entwicklung desselben Keimblattes bei allen Bilaterien von charakteristischer Bedeutung ist. Aber trotz der Indifferenz dieser zwei Zellen, die in Form, Körnchenreichthum und Lage derselben zum Ausdrucke kam, dürfen wir doch, wenn wir auf ihre Entstehung Rücksicht nehmen, ihre Verwandtschaft mit den Zellen des inneren Blattes als eine viel innigere bezeichnen, als mit jenen des äusseren.

Die seitliche Symmetrie des Embryo hat sich uns also schon in jenem frühen Stadium nicht bloss in der Lage und Anordnung der beiden ersten Mesodermzellen, sondern auch in der symmetrischen Gestalt des Entodermzellenfeldes zu erkennen gegeben. Ob es erlaubt sei, auch schon von einer Dipleurie des Ectoderms zu sprechen, wollen wir dahingestellt sein lassen. Immerhin bleibt es für uns eine Thatsache von weittragendem Interesse, dass die seitliche Symmetrie gleichzeitig an mindestens zwei Keimblättern zum Ausdrucke kommt.

Die nächste Veränderung, welche unser kleiner Embryo erfährt, besteht in der Theilung der zehn Zellen des Entoderms (Taf. XXXII Fig. 16). Es ist nicht unwahrscheinlich, dass gleichzeitig auch die Ectodermzellen von einer Theilung betroffen werden. Das Mesoderm dagegen bleibt unverändert und seine beiden Zellen rücken nicht von der Stelle. Auch die äussere Form des Embryo zeigt keine auffallende Veränderung; nur ist das Entodermzellenfeld etwas flacher geworden als früher.

Bald aber bereiten sich an allen drei Keimblättern Veränderungen vor, die in ihrem weiteren Verlaufe Form und Bau des Embryo tief

Digitized by Google

beeinflussen. Zuerst theilt sich jede der beiden Mesodermzellen in zwei gleiche Hälften, so dass nun vier grosse Zellen am Hinterende des Embryo bogenförmig von einer Seite zur andern hinüberziehen Taf. XXXIII Fig. 17 *A* und 17 *B* M_1, N_1, M_2, N_2). Die Theilung, von der sie betroffen werden, bleibt aber nicht auf sie allein beschränkt, sondern es werden auch die beiden anderen Keimblätter von ihr in Mitleidenschaft gezogen. Gleichzeitig beginnt sich eine leichte Einsenkung des Entodermzellenfeldes (Fig. 17 B, *I*), das seine dreieckige Form während dieser Vorgänge streng bewahrt hat und dessen Zellen eine hochcylindrische Gestalt angenommen haben (Fig. 17 *C*, *I*), bemerkbar zu machen. Andererseits wölbt sich das Ectoderm hinter dem animalen Pole, dem späteren Rücken entsprechend, ein wenig hervor, indem gleichzeitig die daselbst gelegenen Zellen sich bedeutend abflachen, so dass ihre Dicke nicht viel beträchtlicher wird, als der Durchmesser ihrer Kerne. Die Zellen des animalen Poles selbst werden dadurch etwas nach vorn gedrängt.

Dieselben Vorgänge sind es auch, welche in der Folge auf Form und Bau des Embryo einen wichtigen Einfluss ausüben. Zunächst producirt jede der beiden hinteren Mesodermzellen durch ungleiche Theilung eine kleine Tochterzelle (Fig. 18 *A* und 18 *B*, m_1 und m_2), welche jederseits in die Mitte zwischen ihre Mutterzelle und die vordere grosse Mesodermzelle (N_1 und N_2) zu liegen kommt. Die Einstülpung des Entodermzellenfeldes hat unterdessen rasche Fortschritte gemacht und zur Bildung eines kleinen in die Höhle des Keimes hineinragenden Säckchens geführt (Fig. 18 *C*). Die Entodermzellen selbst, die während dieses Vorganges an Zahl etwas zugenommen haben, beginnen nunmehr an ihren inneren, gegen die Höhle des Säckchens gerichteten Enden Eiweiss aus der Umgebung aufzunehmen und dadurch eine etwas hellere Beschaffenheit anzunehmen. Die Einstülpung des Entodermzellenfeldes erfolgt in der Richtung der Sagittalebene und ist anfangs am Hinterende, also an dem breiteren Theile des Entodermzellenfeldes, tiefer als vorn. Die Einstülpungsöffnung bildet zu dieser Zeit einen weiten, fast die ganze künftige Bauchseite des Embryo einnehmenden Schlitz, der in gerader Richtung von hinten nach vorn zieht und hier bogenförmig endigt (Fig. 18 *B*). — Das Ectoderm endlich, dessen Zellen während dieser Vorgänge gleichfalls an Zahl zugenommen haben, zeigt nur an derjenigen Stelle eine auffallendere Veränderung, an der wir schon früher eine solche wahrgenommen haben. Es ist also wieder die Gegend hinter dem animalen Pol, also hinter derjenigen Stelle des Keimes, deren Zel-

Digitized by Google

len den vier kleinen, aus der Achttheilung hervorgegangenen Furchungskugeln ihren Ursprung verdanken, die sich durch eine besonders auffallende Entwicklung bemerkbar macht. Hier platten sich die Zellen, die schon in dem vorhergehenden Stadium viel flacher geworden sind, als ihre Nachbarinnen, immer mehr und mehr ab, bis sie zu ganz dünnen Häutchen herabgesunken sind, die nur an der Stelle, an welcher die Kerne liegen, eine geringe Menge feiner Körnchen enthalten und hier gegen die Höhle des Keimes mit rundlichen Buckeln vorspringen. Zellgrenzen selbst sind hier nicht zu bemerken und nur die in gewissen Entfernungen von einander gelegenen Kerne bezeichnen die Grösse der einzelnen Zellareale. In der Medianlinie der Hervorwölbung zieht von vorn nach hinten eine einfache Reihe von Kernen, die von einer geringen Menge von Körnchen umgeben sind und zu deren Seiten ausgedehnte kern- und körnchenlose Partien liegen.

Es ist klar, dass der Embryo durch diese Vorgänge, namentlich durch die Einstülpung des inneren und durch die Hervorwölbung des äusseren Keimblattes, seine Form rasch verändern muss.

Diese Formveränderung tritt in dem nächsten Stadium noch schärfer und entschiedener hervor (Fig. 19 *A*—19 *D*). Die Einstülpungsöffnung (Fig. 19 *B* und 19 *C*, *o*) beginnt sich hinten zu schliessen, indem sich ihre Ränder an einander legen und verwachsen; aber immerhin bildet sie noch einen weiten klaffenden Schlitz. Die Entodermzellen werden an ihren inneren Enden in Folge der fortgesetzten Eiweissaufnahme noch durchsichtiger als früher und die zahlreichen groben Dotterkörnchen werden fast ganz hinter die Kerne zurückgedrängt (Fig. 19 *D*, *I*). Das Mesoderm besteht zu dieser Zeit jederseits aus sechs Zellen, von denen sich die beiden hintersten (M_1 und M_2) und die beiden seitlichen (N_1 und N_2) durch ihre bedeutende Grösse vor allen übrigen auszeichnen. Die beiden hintersten sind dieselben, welche wir auch schon früher an derselben Stelle gefunden haben. Darauf folgen jederseits drei kleinere, welche allmälig nach vorn an Grösse zunehmen und offenbar durch wiederholte ungleiche Theilung der beiden grossen hinteren Zellen entstanden sind; auf diese folgt jederseits wieder eine grosse Zelle und zuletzt eine kleine, über deren Ursprung aus jener wohl kein Zweifel bestehen kann. Die zwei grossen seitlichen Zellen (N_1 und N_2) sind dieselben, welche wir schon früher an entsprechender Stelle, nur etwas weiter hinten, gesehen haben; ihre Grösse ist viel beträchtlicher, als die der unmittelbar hinter ihnen gelegenen drei kleinen Zellen;

Digitized by Google

während nämlich die vorderste und grösste dieser letzteren einen Durchmesser von nur 0,016—0,017 mm besitzt, misst die grosse Zelle nicht weniger als 0,026—0,030 mm. Der Mesodermstreifen jeder Seite beschreibt in seinem Verlauf von hinten nach vorn einen nach unten concaven Bogen (Fig. 19 *C*). Das Ectoderm zeigt uns in diesem Stadium die Hervorwölbung hinter dem animalen Pol noch mächtiger entwickelt als früher, so dass der Embryo, von der Seite betrachtet, mit einem ansehnlichen Buckel behaftet erscheint (Fig. 19*C*). Die Zellen des animalen Poles, die in Folge der Entwicklung dieses Buckels etwas nach vorn gedrängt wurden, haben sich zu zwei, symmetrisch zu beiden Seiten der Sagittalebene gelegenen Gruppen vereinigt, welche nach hinten, aussen und innen ziemlich scharf von der Umgebung abgegrenzt sind und vorn durch eine breite Brücke mit einander in Verbindung stehen. Diese beiden, durch eine mediane Verbindungsbrücke zusammenhängenden Zellgruppen bilden die erste Anlage der Scheitelplatte, die selbst wieder, wie sich später herausstellen wird, dem oberen Schlundganglion den Ursprung gibt (Fig. 19 *A* und 19 *C*, *Sp*). Eine weitere Eigenthümlichkeit, welche sich zuerst in diesem Stadium bemerkbar macht, besteht in dem Auftreten von Flimmern in der Gegend, welche später vom Velum eingenommen wird. Die Zellen, welche diese Flimmern tragen, zeigen, wie es scheint, noch keine regelmässige, reihenweise Anordnung. Die Flimmern selbst sind einfache Protoplasmafortsätze von plumpem, schwerfälligem Aussehen, gewissermassen in Permanenz erklärte, leicht bewegliche Pseudopodien. Eine Anzahl grösserer Flimmern bemerkt man am Rande der Mundöffnung und von diesen sind wiederum diejenigen, welche am vorderen Ende derselben stehen, die grössten. Durch sie wird Eiweiss aus der Umgebung in den Darm geschafft[1]).

Der Embryo beginnt nun vermöge seiner Flimmern im Eiweiss zu rotiren; anfangs nur langsam und schüchtern, bald aber schneller und lebhafter.

Die Schliessung der Einstülpungsöffnung macht nunmehr rasche Fortschritte (Fig. 19 *). Dabei kann man sich, wenn man die Lage der beiden hinteren grossen Mesodermzellen im Auge behält, leicht überzeugen, dass sie continuirlich in der Richtung der Hauptachse von hinten noch vorn weiterschreitet.

---

[1]) Auch Fol gibt an (Pteropoden, pag. 125), dass das Velum anfangs keine scharfe Abgrenzung zeige.

Digitized by Google

In dem nächsten, von uns abgebildeten Stadium (Fig. 20 *A* bis 20 *D*) ist die Weite der Einstülpungsöffnung schon beträchtlich geringer geworden. Gleichzeitig hat sich die Form des Embryo in auffallender Weise verändert. Doch kommt diese Veränderung ausschliesslich auf Rechnung des äusseren Keimblattes, da die beiden anderen Blätter ihre frühere Beschaffenheit im Wesen beibehalten haben. Der Buckel hinter dem animalen Pol ist grösser geworden und etwas nach vorn gerückt; dadurch wurde auch die Scheitelplatte etwas nach vorn in die Nähe des Mundes gedrängt. Das Velum hat eine bestimmte Gestalt angenommen; sein Verlauf wird durch eine Reihe grober, gelber Körnchen bezeichnet, die die einzelnen Velarzellen mit einander in Verbindung setzen. Es beginnt unmittelbar vor der Mundöffnung und endigt ohne scharfe Grenze zu beiden Seiten des Körpers (Fig. 20 *B*—20 *D*, *V*).

Die Gegend, welche von den beiden hinteren grossen Mesodermzellen eingenommen wird, ist etwas abgeflacht, so dass die Strecke zwischen ihr und dem Munde in Form eines stumpfen Höckers hervorspringt. Von der Spitze dieses Höckers gegen die Mundöffnung verläuft eine seichte Furche, welche der Schliessungslinie der Einstülpungsöffnung entspricht (Fig. 20 *D*, *o*).

Das Stadium, welches uns die beiden nächsten Figuren 21 *A* und 21 *B* vor Augen führen, zeigt uns den Embryo zur Zeit, als die Mundöffnung ihre geringste Grösse besitzt. Es kann nun keinem Zweifel mehr unterliegen, dass wir es jetzt bereits mit dem bleibenden Munde zu thun haben und es drängt sich uns daher ganz unwillkürlich die Frage auf, ob derselbe aus dem letzten Reste der Einstülpungsöffnung hervorgegangen sei oder nicht.

Vor Allem muss ich nun bemerken, dass ich unter den vielen hundert Embryonen, die ich daraufhin untersuchte, nicht einen einzigen gefunden habe, der einer Mundöffnung völlig entbehrt hätte; auch habe ich wiederholt die Embryonen eines und desselben Laiches in bald längeren, bald kürzeren Intervallen untersucht und nichts gefunden, was mich zur Annahme eines völligen Verschwindens der Einstülpungsöffnung veranlassen könnte. Aber selbst wenn ein solches Verschwinden statt hätte, so würde meines Erachtens die Zeit, während welcher keine Mundöffnung vorhanden wäre — ein Zustand, der höchstens eine Stunde andauern könnte — nicht hinreichen, um ein vollständiges Verwachsen der beiden Mundränder zu gestatten; es würde höchstens zu einem innigen Aneinanderlegen derselben, aber nicht zu einer Ablösung des Urdarms von der Haut

Digitized by Google

kommen können. Ueberdies kann man sich, wenn man die Figuren 20 und 21 mit einander vergleicht, leicht überzeugen, dass das vordere Ende der Einstülpungsöffnung seiner Lage nach ganz genau dem bleibenden Munde entspricht. Aus allen diesen Gründen halte ich es für höchst wahrscheinlich, dass zu keiner Zeit ein völliger Verschluss der Einstülpungsöffnung an ihrem vordersten Ende stattfindet; wenn aber ein solcher Verschluss thatsächlich erfolgte, so würde er, meiner Ansicht nach, nicht die Bedeutung einer Verwachsung, sondern nur die einer sehr beträchtlichen Verkleinerung des vordersten Endes der Einstülpungsöffnung besitzen können.

Ausser der geringen Grösse des Mundes zeigt uns der Embryo zu dieser Zeit auch noch einige andere bemerkenswerthe Eigenthümlichkeiten. Die Entodermzellen sind durch fortgesetzte Eiweissaufnahme grösser und heller geworden, als früher, die Dotterkörnchen sind grösstentheils nach aussen gegen die Peripherie gedrängt und die kleine mit Eiweiss erfüllte Darmhöhle hat eine rundliche Form angenommen. Die Zahl der Mesodermzellen ist beträchtlich gewachsen und die beiden Mesodermstreifen ziehen in ziemlich gerader Richtung von hinten nach vorn. Wichtiger noch sind die Veränderungen am Ectoderm. Das Velum ist zweireihig geworden und seine Zellen enthalten eine grosse Menge grober gelber Dotterkörnchen[1]). Die Zellen des vorderen vom Velum umsäumten Embryonalbezirkes zeigen, wie früher, zweierlei Beschaffenheit; fürs erste bemerken wir wieder die flachen, zu dünnen Häutchen ausgezogenen Zellen der buckelförmigen Hervorwölbung hinter der Scheitelplatte und fürs zweite die hochcylindrischen Zellen der Scheitelplatte selbst. Die Hervorwölbung des Velarbezirkes wollen wir von nun an kurzweg als Kopfblase, die Höhle der Hervorwölbung als Kopfhöhle bezeichnen (*kh*). Der ventrale Höcker zwischen den hinteren grossen Mesodermzellen und dem Munde tritt in diesem Stadium noch viel schärfer hervor, als früher, und lässt uns erkennen, dass er nichts weiter, als die erste Anlage des Fusses darstellt (Fig. 21 *A* und 21 *B*, *p*). Hinter den beiden grossen Mesodermzellen und etwas gegen den Rücken zu bemerken wir eine

---

[1]) Auch bei Paludina vivipara besitzen, wie LEYDIG hervorhebt, »die Wimperzellen des Velums, sowie die gleichen der Afteröffnung etwas mehr von den Dotterkügelchen als Inhalt, wodurch an beiden genannten Orten ein leichter gelber Ring hervorgerufen wird«. FRANZ LEYDIG, »Ueber Paludina vivipara. Ein Beitrag zur näheren Kenntniss dieses Thieres in embryol., anat. und histol. Beziehung.« Z. f. w. Z. II. Bd. 1850 pag. 131.

Digitized by Google

seichte Einsenkung des Ectoderms, die erste Anlage der Schalendrüse (Fig. 21 *A*, *sg*).

Wenn wir bedenken, dass die Strecke von dem Munde (*o*) bis zu den hinteren grossen Mesodermzellen, also die Strecke, an der sich die Einstülpungsöffnung geschlossen hat, der Bauchseite unseres Embryo entspricht, so muss es uns auffallen, wie wenig ausgedehnt dieselbe im Vergleich mit der Rückenseite ist. Dieses Verhältniss bleibt während der ganzen weiteren Entwicklung im Wesen dasselbe. Denn wenn auch die Bauchseite in der Folge etwas an Ausdehnung gewinnt und sodann nicht mehr so beträchtlich hinter der Rückenseite zurücksteht, so erreicht sie doch nie die bedeutende Grösse, die der Rücken besitzt.

Schon während der nächsten Entwicklung nimmt der Embryo etwas an Länge zu und geht dadurch in jene Form über, welche Ray Lankester [1]) nicht unpassend als »Trochosphaera« bezeichnet hat (Fig. 22 *A* und 22 *B*). Mit dieser Formveränderung gehen wieder mannigfaltige Differenzirungen an allen drei Keimblättern Hand in Hand. Was vor Allem das Ectoderm betrifft, so hat das Velum nach den Seiten hin eine scharfe Abgrenzung gefunden; seine Zellen, welche ihre frühere Anordnung in zwei Reihen nur mehr undeutlich erkennen lassen, erheben sich etwas über die Zellen der nächsten Umgebung und zeichnen sich vor ihnen durch ihren Reichthum an Dotterkörnchen aus. Die Seitentheile des Velums sind etwas breiter geworden, als der unmittelbar vor dem Munde gelegene, mediane Abschnitt. Die Kopfblase tritt weniger scharf hervor und die Kopfhöhle ist etwas kleiner geworden, als früher. Die Scheitelplatte zeigt namentlich nach hinten und unten eine scharfe Abgrenzung und wird vom Velum durch eine einfache Reihe platter, körnchenreicher Zellen geschieden. Der Mund besitzt eine grössere Weite, sein vorderes Ende zeigt eine lebhafte Flimmerung und das Ectoderm dringt eine Strecke gegen den Darm hinein vor. Der Fuss hat eine schärfere Begrenzung gewonnen und an seiner Spitze bemerken wir zarte leicht bewegliche Flimmern (Fig. 22 *A*, *p*). Hinter und über den beiden hinteren grossen Mesodermzellen sehen wir wieder die Schalendrüse, die aber bereits an Grösse beträchtlich zugenommen hat und mit einem mächtigen Buckel gegen das Entoderm vordringt (Fig. 22 *A* und 22 *B*, *sg*).

[1]) E. Ray Lankester, »Observations on the development of the pond-snail (Lymnaeus stagnalis), and on the early stages of other Mollusca.« Quart. Journ. of micr. science. N. S. XIV. Bd. 1874.

Digitized by Google

Auch das Mesoderm hat an Grösse und Ausdehnung bedeutend gewonnen. Wenn wir den Mesodermstreifen einer Seite in diesem oder einem späteren Stadium betrachten, so sehen wir (Taf. XXXIV, Fig. 27), dass er aus zwei deutlich von einander getrennten Abschnitten besteht. Jeder derselben (Fig. 27, *Mm* und *Nn*) hat im Wesen dieselbe Beschaffenheit; der hintere Abschnitt verdankt seine Entstehung einer der beiden hinteren grossen Mesodermzellen, der vordere einer der beiden vorderen. An jedem Abschnitte können wir wieder drei Partien unterscheiden: erstens die grosse, durch ihren Körnchenreichthum ausgezeichnete Mutterzelle jedes der beiden Abschnitte (*M* und *N*); zweitens eine einfache Reihe von zwei bis drei kleinen, ebenfalls körnchenreichen Zellen; und drittens eine Doppelreihe von sechs bis acht in einer Zickzacklinie an einander stossender, nach vorn sich allmälig vergrössernder Zellen. Die beiden hinteren grossen Mesodermzellen (*M*) sind zu dieser Zeit schon etwas kleiner, als die vorderen. In allen Mesodermzellen bemerkt man einen grossen, excentrisch gelegenen Kern mit scharf contourirtem, zuweilen langgestrecktem, stark lichtbrechendem Kernkörperchen und eine grosse Menge grober, gelber Dotterkörnchen. Es sind dies Eigenthümlichkeiten, durch die sich jede noch nicht differenzirte Mesodermzelle sofort mit Leichtigkeit erkennen lässt. — Das vordere Ende des hinteren Abschnittes jedes Mesodermstreifens reicht etwas über den Anfang des vorderen Abschnittes hinaus. Die vordere grosse Mesodermzelle, also der Anfang des vorderen Abschnittes jedes Streifens, liegt jederseits in der Höhe des Velums; das Ende desselben unmittelbar unter der Scheitelplatte (Fig. 22 *A* und 22 *B*). Von den vorderen Enden der beiden Abschnitte, namentlich aber von den vorderen Enden der vorderen Abschnitte beider Streifen, beginnen sich schon frühzeitig die Mesodermzellen abzulösen, eine hellere Beschaffenheit anzunehmen, ihre Körnchen zu verlieren und sich im ganzen Körper zu zerstreuen. Dass diese Ablösung wirklich nur an den vorderen Enden der einzelnen Mesodermabschnitte erfolgt, geht daraus hervor, dass man hier die Zellen fast regelmässig lockerer angeordnet findet, als an den übrigen Theilen der Mesodermstreifen. Zuweilen sieht man selbst einzelne Zellen in geringer Entfernung von den vorderen Enden der beiden Abschnitte und nur durch kleine Zwischenräume von ihnen getrennt liegen, so dass es den Anschein bekommt, als hätten diese Zellen eben ihre Wanderschaft nach ihren Bestimmungsorten angetreten.

Digitized by Google

Was endlich noch das Entoderm betrifft, so zeigt uns dasselbe nicht minder wichtige Veränderungen, als die beiden andern Keimblätter. Wir haben gesehen, dass der Darm anfangs aus hochcylindrischen, sodann aus mehr kegelförmigen Zellen bestand, welche schon sehr frühzeitig Eiweiss aus der Umgebung aufzunehmen begannen und dadurch alsbald ein helleres, durchsichtigeres Aussehen bekamen. Dabei nahmen sie allmälig an Grösse zu und die Dotterkörnchen wurden schliesslich ganz nach aussen gegen die Peripherie gedrängt; hier sammelten sie sich namentlich an den Rändern der Zellen in grösserer Menge an. Das Lumen des Darmes war anfangs mehr schlitzförmig, rundete sich aber später etwas ab. In dem Stadium nun, welches uns die Figuren 22 *A* und 22 *B* vor Augen führen, treten an der gegen den Bauch und nach hinten gelegenen Seite der Darmwand zahlreiche kleine, dichtgedrängte kurzprismatische Zellen auf, welche offenbar durch wiederholte Theilung einiger, die Darmwand nach hinten und unten begrenzender Entoderm-Zellen entstanden sind und vorn mit den in die Mundhöhle hineinwachsenden Zellen des äusseren Keimblattes in unmittelbare Verbindung treten. Die Darmhöhle wird demnach jetzt nur mehr nach den Seiten und gegen den Rücken von grossen Zellen begrenzt, gegen den Bauch und nach rückwärts dagegen von einer aus zahlreichen kleinen prismatischen Elementen bestehenden, in der Medianlinie verlaufenden Zellenplatte. Wenn man daher einen mit Picrocarmin gefärbten und mit Glycerin aufgehellten Embryo dieses Stadiums bei durchfallendem Lichte von der Seite betrachtet, so erscheint der kleinzellige Theil der Darmwand in Form eines mässig breiten, bogenförmig nach hinten verlaufenden und hier gegen den Rücken umbiegenden dunklen Bandes (Fig. 24 *A*, *D*), während der grosszellige Theil, bei welchem die Menge des Protoplasmas oder, richtiger, die Menge des von aussen aufgenommenen und resorbirten Eiweisses sehr beträchtlich die Menge der Kernsubstanz übertrifft, ein helles Aussehen zeigt. — Sowie die Eiweissaufnahme noch bedeutender wird, machen sich in der Umgebung der Darmhöhle zahlreiche kleine, kugelige oder polygonale, scheinbar zellige Elemente bemerkbar, die den inneren Enden der grossen Entodermzellen angehören und nichts weiter, als noch nicht vollständig resorbirte Eiweisstropfen sind.

Eine weitere Folge der gesteigerten Eiweissaufnahme besteht in dem raschen Wachsthume des Embryo während der ganzen weiteren Entwicklung. Während der Keim vom Beginn der Entwicklung bis

Digitized by Google

zur Bildung der Keimblätter keine oder doch nur eine sehr unbeträchtliche Grössenzunahme erfahren hat, und auch zu Anfang der zweiten Entwicklungsperiode sein Wachsthum nur auf ein sehr geringes Maass beschränkt geblieben war, macht dasselbe nunmehr rasche und ununterbrochene Fortschritte. Die nächste Folge davon ist, dass die noch nicht resorbirten Dotterkörnchen auf eine immer grössere und grössere Zellenmasse vertheilt werden, wodurch der Embryo zusehends an Durchsichtigkeit und Klarheit gewinnt.

Mit dieser Grössenzunahme gehen zahlreiche wichtige Veränderungen in der Organisation unseres Embryo Hand in Hand. Schon in dem nächsten, von uns abgebildeten Stadium (Taf. XXXIV, Fig. 23 *A* und 23 *B*) haben die Scheitelplatte, das Velum, der Fuss, die Schalendrüse und der Darm nicht unbeträchtliche Fortschritte in ihrer Entwicklung gemacht. Die beiden Lappen der Scheitelplatte (*Sp*) sind grösser geworden, ihre Zellen stehen dicht gedrängt neben einander und die Verbindungsbrücke zwischen beiden Lappen ist schmal und nur auf einige wenige Zellen beschränkt. An Querschnitten durch Embryonen dieses Stadiums sieht man, dass die Zellen der Scheitelplatte höher sind, als alle übrigen Ectodermzellen (Taf. XXXVI, Fig. 1 und 2, *Sp*); nur die Zellen der Schalendrüse stehen noch dichter und besitzen eine noch beträchtlichere Höhe. Die Kerne der Zellen sind langgestreckt und mit ihrem Längsdurchmesser senkrecht gegen die Oberfläche des Keimes gerichtet. An Querschnitten, wie dem von Taf. XXXVI, Fig. 1, sieht es fast aus, als hätten die Zellen der Scheitelplatte an einzelnen Stellen bereits in die Tiefe zu wuchern begonnen.

Das Velum zeigt zu dieser Zeit an den Seiten des Körpers mächtige, wulstige Auftreibungen, welche die Folge der Entwicklung grosser Vacuolen in den betreffenden Velarzellen sind. Von vorn oder hinten betrachtet nehmen sich diese Auftreibungen wie mächtige Henkel aus, welche an den Seiten des Körpers befestigt sind. Diese vacuolenhaltigen Velarzellen besitzen keine Flimmern, tragen also auch nicht zur Bewegung des Embryo bei.

Der Fuss tritt in diesem Stadium noch deutlicher hervor als früher und zeigt an seiner ganzen ventralen Fläche eine zarte Flimmerung; die längsten Flimmern stehen an der Spitze des Fusses, also dort, wo wir schon etwas früher eine zarte Wimperung wahrgenommen hatten.

Die Schalendrüse zeigt ausser einer beträchtlichen Grössenzunahme nichts Bemerkenswerthes.

Digitized by Google

Das Mesoderm hat im Wesentlichen noch dieselbe Beschaffenheit wie früher, nur haben sich von den vorderen Enden beider Streifen bereits zahlreiche Zellen abgelöst und im Kopf und Fuss zerstreut. Die beiden hinteren grossen Mesodermzellen haben durch wiederholte Theilung sehr bedeutend an Grösse verloren und lassen sich kaum mehr von den kleinen Mesodermzellen unterscheiden. Dagegen haben die beiden vorderen ihre ursprüngliche Grösse bewahrt und geben sich durch ihr körnchenreiches Protoplasma und ihre grossen, hellen Kerne leicht zu erkennen.

Die wichtigsten Veränderungen zeigt jedoch der Darm. Von der unteren Wand des Vorderdarms geht ein kurzer, hohler, blind endigender Fortsatz aus, der sich nach hinten und unten richtet und die erste Anlage der Zungenscheide darstellt (Fig. 23 *A*, *z*). Ein zweiter etwas längerer Fortsatz geht von der geräumigen Höhle des Mitteldarms aus. Er zieht in der Medianebene nach hinten und unten, ist gerade gestreckt und endigt blind unmittelbar unter der Haut. Er besteht, wie der Theil der Darmwand, aus dem er hervorgegangen, aus dichtgedrängten, cylindrischen Zellen und bildet die erste Anlage des Enddarmes[1]) (Fig. 23 *A*, *d*). Die Stelle der äusseren Haut, an die derselbe herantritt, wölbt sich etwas über die Umgebung hervor (*A*) und entspricht der Stelle, an welcher bei anderen Gastropoden schon sehr frühzeitig der After entsteht. Wir wollen diese Hervorwölbung kurzweg als Afterhöcker bezeichnen. Neben und etwas vor ihr liegen die Anfänge der beiden hinteren Abschnitte der Mesodermstreifen. — Im Uebrigen zeigt der Darm, abgesehen von der bedeutenderen Grösse und Helligkeit der grossen eiweissaufnehmenden Entodermzellen und der grösseren Zahl der kleinen, halbresorbirten Eiweisstropfen, noch dieselbe Beschaffenheit wie früher.

So tiefgreifend aber die Veränderungen sind, welche der Darm durch die Bildung der Zungenscheide und des Enddarmes erlitten hat, so unbedeutend und unwichtig sind dieselben während der nächstfolgenden Entwicklungsstadien. Erst zu Beginn der nächsten Periode, wenn die bilaterale Symmetrie des Embryo eine Einbusse erleidet,

[1]) Diese Anlage des Enddarmes ist, wie Bobretzky (l. c. pag. 158) mit Recht hervorhebt, dasjenige Gebilde, welches Ray Lankester als »pedicle of invagination« bezeichnete und mit der Einstülpungsöffnung in Beziehung brachte. Ray Lankester beharrt übrigens auch noch in einer späteren Abhandlung (»Remarks on the shell-gland of Cyclas and the Planula of Limnaeus.« Quart. Journ. of micr. science, XVI. Bd. 1876) auf seinem früheren Irrthum.

Digitized by Google

machen sich wieder einige wichtigere Veränderungen am Darme bemerkbar. Daher sehen wir, dass sich der Embryo von Fig. 24 *A* und 24 *B*, was seinen Darm betrifft, fast nur durch die grössere Weite der Mundhöhle und die Verbreiterung der Zungenscheide (Fig. 24 *B*, *z*) von dem Embryo des vorhergehenden Stadiums unterscheidet.

Um so wichtiger sind die Veränderungen, welche sich zu dieser Zeit an den übrigen Theilen des Embryo bemerkbar machen. Was vor Allem die Scheitelplatte betrifft, so lehrt uns schon ein flüchtiger Blick, dass sie nicht unbeträchtlich grösser geworden ist, als früher; auch können wir uns leicht davon überzeugen, dass ihre Dicke merklich zugenommen hat, und werden daher kaum mehr im Zweifel darüber bleiben können, dass ihre Zellen nun auch schon in die Tiefe zu wuchern begonnen haben. — Wenn wir die Scheitelplatte eines etwas jüngeren Embryo von der Fläche betrachten (Fig. 30), so fällt uns vor Allem in die Augen, wie scharf ihre Zellen von den Zellen der nächsten Umgebung abgegrenzt sind und wie charakteristisch sie sich von ihnen unterscheiden. Nicht selten enthalten ihre Kerne zwei scharf umschriebene Kernkörperchen, eine Erscheinung, die wohl auf eine lebhafte Zellvermehrung zu beziehen ist. Zur Zeit, als die Proliferation am regsten ist, sieht man die Zellen nicht selten zu grösseren oder kleineren Gruppen — Gruppen von dreien bis fünfen — mit einander vereinigt, und erst später wieder, wenn, wie es scheint, die Zellen Platz zur Ausbreitung bekommen haben, mehr gleichmässig vertheilt. Die Verbindungsbrücke zwischen beiden Lappen der Scheitelplatte ist bei unserem Embryo nur mehr auf ein paar Zellen beschränkt und schwindet bald gänzlich. Der Raum zwischen beiden Lappen wird von äusserst flachen Zellen eingenommen, deren Grösse man nur aus der Entfernung ihrer grossen, runden Kerne zu ermessen im Stande ist. Eine einfache Reihe ähnlicher flacher Zellen trennt die Scheitelplatte vom Velum.

Sowie die Scheitelplatte besitzt auch das Velum unseres Embryo eine bedeutendere Grösse, als früher. Namentlich sind es wieder seine seitlichen flimmerlosen Theile, welche sich durch ihre mächtige Entwicklung auszeichnen. Dieselben enthalten, wie bereits angeführt, zahlreiche grosse, mit klarer Flüssigkeit erfüllte Vacuolen, welche die Kerne mit der geringen, sie umgebenden Menge körnchenhaltigen Protoplasmas ganz an die Peripherie drängen. Fig. 29 zeigt uns den linken Seitentheil des Velum eines etwas älteren Em-

Digitized by Google

bryo. Es schien mir wiederholt, als ob auch in den kleinen, flimmernden, vor und zu den Seiten des Mundes gelegenen Velarzellen ähnliche, aber viel kleinere Vacuolen enthalten wären.

Auch der Fuss ist grösser geworden, schärfer abgegrenzt und reichlicher mit Mesodermzellen erfüllt, als früher. Von den Flimmern an seiner Unterseite sind wieder jene der Fussspitze durch ihre Länge ausgezeichnet. Ausserdem sind auch die Flimmern hinter der Mundöffnung länger, als jene an der Sohle des Fusses. Das Epithel des Fusses ist ein einfaches, ungeschichtetes Cylinderepithel; längs der Medianlinie verläuft eine seichte Furche, deren Boden von einer einfachen Reihe langgestreckter, körnchenreicher Zellen gebildet wird. Die Kerne dieser Zellen sind nach der Längsaxe des Fusses in die Länge gezogen, die Zellen selbst erscheinen auf dem Querschnitte dreiseitig und ihre Flimmern zeichnen sich durch ihre beträchtliche Länge und Dicke aus. In der Einsenkung zwischen Fuss und Afterhöcker sind die Zellen flacher und, von der Oberfläche betrachtet, mehr spindelförmig.

Was endlich noch die Schalendrüse betrifft, so präsentirt sie sich jetzt in ihrer bedeutendsten Grösse; sie ragt tief gegen das Entoderm hinein vor und berührt fast die hintere kleinzellige Darmwand. In ihrer Umgebung zeigt das Ectoderm noch keine Verdickung. Ueber der Schalendrüse und ihrer nächsten Umgebung bemerkt man ein zartes, hyalines Häutchen, die erste Anlage der Schale (Fig. 24 *A* und 24 *B*, *s*).

Viel wichtiger und interessanter als die Veränderungen des äusseren Keimblattes, die doch, im Grunde genommen, keine tiefgreifende Umgestaltung der Organisation des Embryo zur Folge haben, sind diejenigen des mittleren. Die Zellen dieses Blattes haben seit dem letzten, von uns beschriebenen Stadium an Zahl sehr beträchtlich zugenommen und die ursprüngliche, charakteristische Gestalt beider Streifen ist fast ganz verloren gegangen. Nur an den vorderen Abschnitten beider Streifen kann man sie noch mit einiger Mühe erkennen, die hinteren Abschnitte dagegen haben nicht bloss in der Fläche, sondern auch in der Tiefe an Ausbreitung gewonnen und dadurch ihre ursprüngliche Einschichtigkeit verloren. Mit Ausnahme der vordersten Zellen zeigen noch alle Elemente dieser Abschnitte dieselbe indifferente Beschaffenheit wie früher: eine rundliche Form, grosse helle Kerne, scharf umschriebene Kernkörperchen und ein sehr körnchenreiches Protoplasma.

Wichtiger als die Veränderungen der hinteren Abschnitte beider

Digitized by Google

Mesodermstreifen, sind jene der vorderen. An ihren vordersten Enden geht die Ablösung der Zellen womöglich noch lebhafter von Statten, als früher, und nicht selten sieht man hier die Zellen fast pinselartig auseinanderweichen (Fig. 24 *A*). Eine ganz eigenthümliche Umwandlung erleiden nun aber die hinteren Enden dieser Abschnitte. Es beginnen sich nämlich die beiden grossen Mesodermzellen (*N*) allmälig nach vorn und gegen den Fuss in die Länge zu ziehen und sich gleichzeitig hinter dem Kerne auszuhöhlen. Das dadurch entstandene Lumen setzt sich alsbald auch in die beiden Fortsätze der Zellen fort. Eine ganz ähnliche Umwandlung erleiden auch die zwei oder höchstens drei ersten Elemente des kleinzelligen Theiles des vorderen Mesodermabschnittes und wahrscheinlich auch eine Zelle des hinteren Abschnittes. Auf diese Weise entsteht ein geknickter Canal, dessen einer Schenkel nach vorn gegen die Scheitelplatte, dessen anderer nach unten gegen den Fuss zieht. Beide Schenkel gehen von der vorderen grossen Mesodermzelle aus und stehen hier mit einander in Verbindung. Das auf diese Weise entstandene Organ ist die Urniere (Fig. 24 *A* und 24 *B*, *N*).

Ich will nun, um später den Gang der Beschreibung nicht stören und aufhalten zu müssen, etwas vorgreifen und die Weiterentwicklung dieses Organs kurz auseinandersetzen. Die Figuren 25 *A*, 25 *B*, 26 *A*, 26 *B*, 28, 31 *A*, 32 *A* und 32 *B* führen uns die Urniere in einer Anzahl aufeinanderfolgender Stadien vor Augen und wir können uns leicht überzeugen, dass sie, nachdem sie einmal eine gewisse Entwicklungsstufe erreicht hat, keine wesentliche Umgestaltung mehr erfährt. Aber wie jedes rudimentäre Organ zeigt auch die Urniere eine gewisse, in bestimmten Grenzen schwankende Variabilität. So finden wir, dass nicht selten von der grossen Urnierenzelle ein Fortsatz ausgeht, der sich nach hinten richtet und in den sich das Lumen der Zelle hineinerstreckt (Fig. 25 *A* und 28). Dieser Fortsatz wird entweder von der hinteren Wand des Canals allein gebildet (Fig. 28), oder aber es nimmt auch das Protoplasma, das den Kern der grossen Urnierenzelle nach hinten umgibt, an seiner Bildung Theil (Fig. 25 *A*). So unwichtig nun auch dieses Verhalten an sich sein mag und so wenig es für das Leben und Gedeihen des Embryo von Vortheil oder Nachtheil sein kann, so wichtig und bedeutungsvoll scheint es mir für ein richtiges morphologisches Verständniss unseres Organs zu sein. Ich sehe nämlich in jenem Fortsatze einen Theil eines rudimentären Ausführungsganges, eines Ganges also, der bei unserem Embryo nur deshalb nie zum

Digitized by Google

Durchbruche gelangt, weil das ganze Organ nur ein rudimentäres Gebilde, ein nutzloses und unbenutztes Erbtheil erloschener Geschlechter, ist. Wenn diese Auffassung richtig ist, so werden wir an der Urniere zwei Gänge zu unterscheiden haben, welche eben den beiden Schenkeln des Organs entsprechen und von denen sich der eine, längere, gegen die Scheitelplatte, der andere, kürzere, gegen den Fuss richtet. Beide Urnierengänge ragen mit offenen Enden in die Leibeshöhle; wenigstens habe ich nie ein blind geschlossenes Ende wahrnehmen können. Das Ende des vorderen Ganges ist trichterförmig erweitert und zeigt, wie der ganze Gang, schon sehr frühzeitig eine lebhafte Flimmerung. Die Flimmern bewegen sich in der Richtung von vorn nach hinten. Im anderen Gange dagegen ist zu keiner Zeit eine Flimmerung wahrzunehmen. Die Kerne aller Urnierenzellen besitzen ein deutliches, scharf umschriebenes Kernkörperchen; das Protoplasma der Zellen zeichnet sich durch seinen Körnchenreichthum aus.

Der Embryo besitzt also zu Ende der zweiten Entwicklungsperiode einen aus mehreren differenten Theilen bestehenden Darm, die Anlage eines Nervensystems, ein mächtiges Velum, einen noch wenig umfangreichen Fuss, eine grosse Schalendrüse, die Anlage einer Schale, ein Paar Urnieren und die Anlage von Muskulatur und Bindegewebe. Von diesen Organen sind die Anlage des Nervensystems, das Velum, die Schalendrüse und die Schale Gebilde des äusseren, die Urnieren, die Muskel- und Bindegewebsanlagen Gebilde des mittleren, der Darm mit Ausnahme seines vorderen Abschnittes ein Gebilde des inneren Keimblattes; der Fuss endlich ist ein Gebilde gemischter Natur. Ausser diesen Organanlagen besitzt der Embryo noch eine grosse Menge indifferenter Elemente, welche dem mittleren Keimblatte angehören und zu beiden Seiten des Enddarmes im hinteren Abschnitte des Körpers gelegen sind.

Wir wollen nun wieder die Entwicklung der Tellerschnecke mit der Entwicklung anderer Gastropoden vergleichen und untersuchen, ob und in wie fern eine Uebereinstimmung zwischen beiden zu finden ist.

Zuerst wollen wir die Bildung der Keimblätter und vor Allem die Bildung der beiden sogenannten primären Blätter, des Ectoderms und Entoderms, ins Auge fassen. — Schon die typische Uebereinstimmung des Furchungsprocesses lässt uns erwarten,

Digitized by Google

dass auch in der Bildung der Keimblätter eine ähnliche Uebereinstimmung herrschen werde. Andererseits lässt uns aber auch die, durch die verschiedene Menge und Vertheilung des Nahrungsdotters verursachte Verschiedenheit im Furchungsprocesse eine entsprechende Verschiedenheit in der Bildung der Keimblätter erwarten. Und diese Erwartungen finden wir auch in der That auf das vollste bestätigt. Wir finden, dass sich überall das Ectoderm aus den kleinen hellen, das Entoderm aus den grossen dunkeln Zellen entwickelt; wir finden, dass überall, wo die Menge des Nahrungsdotters eine geringe ist, wie bei den Pulmonaten, Dermatobranchiern, einem Theil der Heteropoden und unter den Prosobranchiern bei Paludina vivipara, eine Blastosphaera entsteht, deren entodermale Hälfte in die ectodermale hineingestülpt wird[1]; wir finden ferner, dass bei allen Keimen mit reichlichem Nahrungsdotter, also bei den Keimen der Pteropoden, Pleurobranchier und der meisten Prosobranchier, das Stadium der Blastosphaera ungebührlich in die Länge gezogen wird und dass es nie zu einer eigentlichen Einstülpung kommt; und wir finden endlich, dass die Keime mit mässig grossem Nahrungsdotter, wie zum Beispiel jener von Natica, gewissermassen die Mitte halten zwischen der Keimblätterbildung durch Einstülpung und derjenigen durch Umwachsung. Man hat diese beiden Hauptarten der Keimblätterbildung nach dem Vorgange SELENKA's häufig als Embolie und Epibolie bezeichnet, — Ausdrücke, die, so bequem auch ihr Gebrauch und ihre Anwendung sein mag, doch nicht ganz zutreffend sind. In beiden Fällen handelt es sich nämlich um ein Einwärtswachsen des Entoderms, in beiden Fällen sind die Keimblätter schon in der Blastosphaera angelegt und die darauf folgenden Vorgänge dienen bloss dazu, die bereits gebildeten Keimblätter an ihre

[1]) RAY LANKESTER behauptet (»Remarks on the shell-gland etc.« Quart. Journ. 1876), dass Limnaeus bei seiner Entwicklung keine Blastosphaera durchlaufe und dass ich mich in dieser Beziehung in meiner früheren Abhandlung im Irrthume befunden habe. Dem gegenüber kann ich auf meine hier mitgetheilten Beobachtungen an Planorbis verweisen und will nur bemerken, dass die in meiner frühern Abhandlung (»Die Ontogenie der Süsswasser-Pulmonaten.« Jen. Zeitschr. f. Nat. IX. Bd. 1875) gegebene Abbildung den Keim von Limnaeus im optischen Aequatorialschnitte darstellt. Die Zellen sind übrigens viel zu klein und die Furchungshöhle zu gross ausgefallen. RAY LANKESTER selbst ist über die Bildung der »Gastrula« von Limnaeus nicht ins Klare gekommen. Er sagt (Pond-snail p. 378): »I am obliged to leave for further inquiry the interesting question as to whether the invaginate gastrula of Limnaeus forms by emboly or epiboly, or has an intermediate character.«

Digitized by Google

Bestimmungsorte gelangen zu lassen. Wollte man also diese Vorgänge mit besonderen Namen belegen, so müsste man entweder auf beide oder in erster Linie bei beiden Ausdrücken auf eines und dasselbe der beiden Keimblätter Rücksicht nehmen. Namentlich müsste man hervorheben, dass es sich in beiden Fällen im Grunde genommen um einen und denselben Vorgang handelt, der nur in den extremsten Fällen in zwei scheinbar fundamental verschiedenen Erscheinungen zum Ausdrucke kommt. Nun nimmt aber von den Ausdrücken Embolie und Epibolie der eine — Embolie — in erster Linie auf das Entoderm, der andere — Epibolie — in erster Linie auf das Ectoderm Rücksicht; es hebt also der eine in ungebührlicher Weise die Thätigkeit des inneren, der andere diejenige des äusseren Keimblattes hervor und dadurch entsteht der Verdacht, dass es sich in beiden Fällen um grundverschiedene Vorgänge handle. Daher wird es am besten sein, diese Ausdrücke so viel als möglich zu vermeiden.

Von besonderer Wichtigkeit ist die Bildung des mittleren Keimblattes. Wir haben gesehen, dass sich dieses Blatt bei Planorbis aus zwei symmetrisch zu beiden Seiten der Medianebene gelegenen Zellen an der Uebergangsstelle der beiden primären Keimblätter entwickelt und dass die Verwandtschaft dieser Zellen mit den Elementen des inneren Blattes eine viel innigere ist, als mit jenen des äusseren. Wenn nun auch die Beobachtungen über die Mesodermbildung anderer Gastropoden noch sehr mangelhaft und unvollständig sind, so fehlt es doch nicht an Angaben, welche uns eine ähnliche Bildung dieses Blattes bei anderen Schnecken vermuthen lassen. So soll nach Bobretzky[1]) bei Nassa das Mesoderm gleichfalls an einer Stelle entstehen, welche dem Gastrulamundrande von Planorbis entspricht; auch hier ist die Zahl der ersten Mesoderm-Zellen eine beschränkte und das Stadium, in dem sie sich zuerst bemerkbar machen, folgt, wie bei Planorbis, unmittelbar auf das Stadium der Vierundzwanzigtheilung. Doch soll sich nach Bobretzky etwas später auch noch von einer kleinen hellen Zelle, über deren Ectodermcharakter kein Zweifel bestehen kann, eine Mesoderm-Zelle ablösen. Der Widerspruch, in den Bobretzky hierdurch geräth, klärt sich aber ganz leicht auf, wenn man annimmt, dass der Schnitt, auf den dieser Forscher seine Angabe stützt und den er auf Taf. IX Fig. 32 abbildet, nicht, wie Bobretzky meint,

[1]) Bobretzky, l. c. pag. 108 und 109.

Digitized by Google

durch die grosse und die gegenüberliegende kleine Entodermzelle, sondern durch die grosse und eine der beiden seitlichen Entodermzellen geht. — Auch bei Paludina vivipara scheint nach Bütschli [1]) die Mesodermbildung in ähnlicher Weise, wie bei Planorbis, zu erfolgen. Auch hier besteht das Mesoderm anfangs aus wenigen Zellen, »welche sich bei seitlicher Ansicht des Embryo zwischen Ectoderm und Entoderm in der Umgebung des Blastoporus wahrnehmen lassen«. Die dunkle gelbliche Färbung derselben lässt vermuthen, »dass sie dem Entoderm ihren Ursprung verdanken, da die Zellen desselben sich durch eine entsprechende Beschaffenheit auszeichnen«. Bütschli hält es ferner »für sehr wahrscheinlich, dass auch hier die erste Anlage des Mesoderms eine bilateral-symmetrische ist«. — Die Angaben Fol's über die Mesodermbildung der Gastropoden sind leider nicht genau und vollständig genug; jedoch verdient darauf aufmerksam gemacht zu werden, dass dieser Forscher an einer Gastrula von Pterotrachaea zwei grosse, allem Anscheine nach bilateral-symmetrisch am Gastrulamundrande gelegene Zellen zeichnet, deren Körnchenreichthum und eigenthümliche Lagerung es kaum zweifelhaft erscheinen lassen, dass wir es hier mit den zwei ersten Mesodermzellen zu thun haben [2]). Auch bei einem Pteropoden, bei Cymbulia Peronii, zeichnet Fol in einem Stadium, welches dem Einstülpungsstadium von Planorbis entspricht, jederseits des schlitzförmigen Mundes eine grössere und eine kleinere Zelle, deren Körnchenreichthum und tiefe Lagerung uns gleichfalls nicht darüber im Zweifel lassen können, dass diese Zellen die erste Anlage des Mesoderms bilden [3]). Fol selbst ist aber über die Bedeutung derselben nicht ins Klare gekommen. Vielmehr lässt er das Mesoderm an einer ganz anderen Stelle und zu einer ganz anderen Zeit entstehen. So soll zum Beispiel bei Firoloides das Mesoderm in Form eines kleinen Häufchens von Zellen entstehen, die sich von der inneren Oberfläche des Fussepithels abgelöst haben. Ja, Fol hält es sogar für möglich, dass die Mesodermzellen, welche sich gegen das Ende der embryonalen Entwicklung in der Gegend des Kopfes und in der Umgebung des Afters finden, selbständig aus dem Ectoderm dieser Körperregionen ihren Ursprung genommen haben [4]).

[1]) Bütschli, »Entwicklungsgesch. Beiträge.« Z. f. w. Z. Bd. XXIX, 1877 pag. 219 und 220.

[2]) Fol, Heteropoden, Taf. IV, Fig. 12.

[3]) Fol, Pteropoden, Taf. IX, Fig. 12 und 13.

[4]) Fol, Heteropoden, pag. 17 und 18.

Digitized by Google

Eine Widerlegung dieser Ansicht ist wohl ebenso unnöthig, wie eine Widerlegung der Angabe RAY LANKESTER's, dass bei Limnaeus das Mesoderm gleichfalls dem Ectoderm seine Entstehung verdanke. — Als Curiosum führe ich endlich noch an, dass STECKER das Mesoderm bei Aplysia durch »Abreissungen von Exodermzellen« entstehen lässt[1]).

Fast alle neueren Beobachtungen haben ergeben, dass die von mir bei Unio und Planorbis nachgewiesene Bildung des mittleren Keimblattes aus einigen wenigen, bilateral-symmetrisch zu beiden Seiten der Medianebene gelegenen Zellen des Umschlagsrandes der beiden primären Keimblätter für alle Bilaterien von charakteristischer Bedeutung ist. Es hat sich gezeigt, dass das sogenannte Mesoderm der Coelenteraten ein Gebilde anderer Art, ein Gebilde sui generis, ist und dass daher die scharfe Trennung und Gegenüberstellung der Coelenteraten und Bilaterien, als der beiden Hauptabtheilungen der Metazoen, als eine unabweisliche Forderung der vergleichenden Entwicklungsgeschichte erscheint. Was die in den letzten dritthalb Jahren, also seit dem Erscheinen meiner Abhandlung über die Entwicklung der Malermuschel, bekannt gewordenen Beobachtungen betrifft, so möchte ich namentlich auf die Beobachtung REICHENBACH's[2]) über die Entwicklung des Flusskrebses, HATSCHEK's[3]) über die Entwicklung von Pedicellina, Criodrilus und Polygordius und WILH. MÜLLER's[4]) über die Entwicklung des Amphioxus hinweisen. Ferner darf ich mit GROBBEN's Erlaubniss erwähnen, dass auch bei den Daphniden das Mesoderm aus einigen wenigen, bilateral-symmetrisch angeordneten Zellen des Gastrulamundes seinen Ursprung nimmt.

Was die phylogenetische Bedeutung der ersten Mesodermzellen betrifft, so bin ich im Laufe der Zeit zu einer, von meiner ursprünglichen etwas verschiedenen Auffassung gelangt. Schon HATSCHEK hat aus seinen Befunden an Pedicellina den Schluss gezogen, dass

---

[1]) STECKER, l. c.

[2]) HEINRICH REICHENBACH, »Die Embryonalanlage und erste Entwicklung des Flusskrebses.« Z. f. w. Z. XXIX. Bd. 1877.

[3]) BERTHOLD HATSCHEK, »Die Embryonalentwicklung und Knospung von Pedicellina echinata.« Z. f. w. Z. XXIX. Bd. 1877. Derselbe, »Studien über die Entwicklungsgeschichte der Anneliden. Ein Beitrag zur Morphologie der Bilaterien.« Wien 1878.

[4]) Mitgetheilt von E. HAECKEL in der anat. Sect. der »50. Vers. deutscher Naturforscher und Aerzte« in München, 1877.

Digitized by Google

die ersten Mesodermzellen Geschlechtszellen gewesen seien und also zur Fortpflanzung gedient haben, wozu sie sich wegen ihrer indifferenten Beschaffenheit ganz besonders geeignet hätten. Zu ganz demselben Schlusse bin auch ich, wiewohl auf ganz anderem, erst im dritten Abschnitte zu erörternden Wege gelangt. Ich muss daher meine ursprüngliche Ansicht, dass die ersten Mesodermzellen muskulöse Elemente gewesen seien, fallen lassen und glaube vielmehr, dass dieselben gerade so wie ontogenetisch auch phylogenetisch eine neutrale, indifferente Beschaffenheit besessen haben, dass sie also gewissermassen in dem Stadium der ungefurchten Eizelle stehen geblieben sind und daher ganz besonders die Fähigkeit besessen haben, einem neuen Organismus, ähnlich dem, welchem sie selbst angehörten, den Ursprung zu geben. In der That ist es viel leichter, sich vorzustellen, dass die verschiedenen Gewebe, welche dem mittleren Keimblatte entstammen, sich aus ursprünglich ganz indifferenten Anlagen entwickelt haben, als sich zu denken, dass so verschiedenartige Gewebe, wie die Gewebe der Nieren, der Muskulatur und der Bindesubstanzen aus ursprünglich muskulösen Elementen hervorgegangen seien.

Ich gehe nun zur Besprechung eines anderen wichtigen Gegenstandes, nämlich des Verhältnisses des Gastrulamundes zum bleibenden Mund und zum After, über. Wir haben gesehen, dass der Gastrulamund bei Planorbis anfangs einen langen, fast die ganze künftige Bauchseite einnehmenden Schlitz bildet, der sich von hinten nach vorn allmälig schliesst, so dass zuletzt nur ein kleiner Rest übrig bleibt, der seiner Lage nach genau dem bleibenden Munde entspricht und wahrscheinlich auch direct in denselben übergeht. Dieses Verhalten stimmt in hohem Grade mit dem von Bobretzky und Fol bei anderen Gastropoden beobachteten überein. Bobretzky gibt an, dass auch bei Fusus der letzte Rest eines ursprünglich sehr weiten Gastrulamundes direct in den bleibenden Mund übergehe und dass auch bei Nassa und Natica der letztere genau »an der Stelle der sich schliessenden Gastrulaöffnung« entsteht[1]. Ganz ähnliche Angaben macht auch Fol hinsichtlich der Bildung des bleibenden Mundes der Pulmonaten, Pteropoden und Heteropoden. Namentlich verdient seine Beobachtung an Firoloides hervorgehoben zu werden, nach welcher die Schliessung der Einstülpungsöffnung und

[1]) Hinsichtlich Nassa l. c. pag. 113; hinsichtlich Fusus pag. 128; hinsichtlich Natica pag. 147.

Digitized by Google

die Bildung des bleibenden Mundes hier in genau derselben Weise wie bei Planorbis von Statten geht. Fol sagt, der Gastrulamund besitze bei Firoloides anfangs eine sehr bedeutende Grösse, nehme sodann die Form eines longitudinalen Spaltes an und verwandle sich schliesslich in einen engen Canal, der in den bleibenden Mund übergehe und der oberen Partie des primitiven Mundes entspreche[1]. Es kann also keinem Zweifel unterliegen, dass auch hier die Schliessung des Gastrulamundes längs der Medianlinie erfolgt und es ist nur zu bedauern, dass Fol die Bildung des Mesoderms übersehen hat und also auch keine Angaben über das Lageverhältniss der zwei ersten Mesodermzellen zum bleibenden Munde machen kann.

Demnach scheint die Annahme gerechtfertigt, dass bei allen Gastropoden die Bildung des bleibenden Mundes wesentlich dieselbe sei und dass also derselbe entweder direct aus dem letzten Reste des Gastrulamundes oder doch genau an der Stelle dieses letzten Restes entstehe[2]. Dieser Annahme steht jedoch die Angabe Ray Lankester's, die kürzlich von Bütschli bestätigt worden ist, entgegen, nach welcher bei Paludina vivipara der Gastrulamund direct in den After übergehen soll. Während Ray Lankester in seiner ersten Abhandlung über diesen Gegenstand[3] seine Angabe noch mit einigem Vorbehalt hinstellte und die Möglichkeit einer vollkommenen Schliessung mit darauf folgender Wiederöffnung des Gastrulamundes nicht ganz ausschloss, tritt er in seiner zweiten[4] viel bestimmter und sicherer auf und mit derselben Entschiedenheit behauptet auch Bütschli, den Urmund direct in den After übergehen gesehen und dadurch

---

[1] Fol, Heteropoden pag. 16.

[2] Sehr bemerkenswerthe Angaben über die Gestalt und Schliessung des Gastrulamundes von Limnaeus macht Ray Lankester (»Remarks on the shell-gland of Cyclas and the Planula of Limnaeus.« Quart. Journ. XVI. 1876). Er hat ganz richtig beobachtet, dass bei Limnaeus der Urmund einen langen Spalt bildet, dessen Hinterende bis in die Nähe des künftigen Afters reicht und dessen Vorderende ganz genau der Lage des bleibenden Mundes entspricht. Er fährt dann weiter: »The anterior end of the blastopore corresponds with the position of the permanent mouth, but before the widening of the permanent pharynx is formed, it becomes exceedingly small, and I do not feel sure as to whether it closes up entirely as I previously maintained or whether it remains throughout (as Lereboullet believed) being at one period an exceedingly small aperture« (pag. 327).

[3] Ray Lankester, »On the invaginate Planula or diploblastic phase of Paludina vivip.« Quart. Journal of micr. science. N. S. XV. 1875.

[4] Derselbe, »On the coincidence of the Blastopore and Anus in Paludina vivip.« Quart. Journ. XVI, 1876.

Digitized by Google

»die verschiedenartige Bedeutung des Blastoporus« bei verhältnissmässig nahe verwandten Gastropoden nachgewiesen zu haben[1]). Es ist begreiflich, dass mir diese Angaben angesichts meiner eigenen Befunde an Planorbis im hohen Grade unwahrscheinlich erscheinen mussten. Ich machte mich daher alsbald selbst an die Untersuchung dieser Verhältnisse; dazu musste mich schon der Umstand anregen, dass mir Paludinen jederzeit in beliebiger Menge zur Verfügung standen. Diese Untersuchung hat mich auch alsbald von der Unrichtigkeit der Angaben BÜTSCHLI's und RAY LANKESTER's überzeugt. Es hat sich herausgestellt, dass die Schliessung des Gastrulamundes bei Paludina vivipara in ganz derselben Weise erfolgt, wie bei Planorbis, und dass zur Zeit, als sich das Velum eben zu bilden beginnt, nicht die geringste Spur einer, in der später vom After eingenommenen Gegend bestehenden Oeffnung existirt. Nur unmittelbar hinter dem Velum, an der Stelle, an welcher später der Mund erscheint, glaube ich eine seichte Vertiefung, die übrigens mit dem Urdarm in keiner Verbindung stand, gesehen zu haben. Das betreffende Stadium scheint mir ungefähr die Mitte zwischen den von BÜTSCHLI auf Taf. XV Fig. 4 und 5 abgebildeten einzunehmen. Erst etwas später, wenn das Velum zu beiden Seiten und in der Mitte mächtige Auftreibungen bekommt, die — nebenbei bemerkt — von BÜTSCHLI und RAY LANKESTER übersehen wurden, bemerkt man am Hinterende des Körpers eine ganz kleine Oeffnung, welche als die erste Anlage des Afters bezeichnet werden muss. Ich bin daher überzeugt, dass die Angaben BÜTSCHLI's und RAY LANKESTER's auf einem Irrthume beruhen, der wahrscheinlich dadurch hervorgerufen wurde, dass diese Forscher — was bei der Untersuchung der Paludina-Entwicklung leicht geschehen kann — zum mindesten ein Stadium übersehen haben.

Auch was seine Form betrifft, scheint der Gastrulamund bei allen Schnecken wesentlich dasselbe Verhalten darzubieten. Ueberall scheint er anfangs einen weiten, in der Medianlinie verlaufenden Schlitz zu bilden, der sich fast über die ganze künftige Bauchfläche des Embryo erstreckt und nach hinten zugespitzt endigt. Freilich kann sich dieses Verhalten nur bei denjenigen Gastropoden in prägnanter Weise zu erkennen geben, welche eine Invaginationsgastrula durchlaufen. Daher besitzt denn auch, wie ich mich selbst überzeugt habe, der Urmund von Doto, Helix und Paludina vivipara eine

[1]) BÜTSCHLI, »Entwicklungsgesch. Beiträge.« pag. 231.

Digitized by Google

deutlich schlitzförmige Gestalt. Bei denjenigen Gastropoden dagegen, deren Keime einen mächtigen Nahrungsdotter besitzen, wird auch die ursprüngliche Form des Gastrulamundes eine grössere oder geringere Störung erleiden müssen.

Was die phylogenetische Bedeutung der besprochenen Vorgänge betrifft, so muss ich leider gestehen, dass ich darüber unklarer bin, als ich es je zu sein glaubte. Allerdings scheint die Form und Schliessungsweise des Gastrulamundes eine allgemeinere phylogenetische Bedeutung zu besitzen, da nach den Erörterungen HATSCHEK's[1] und RAUBER's[2] auch die Anneliden und Wirbelthiere ähnliche Verhältnisse aufweisen; und HATSCHEK ist in der That geneigt, diese Erscheinungen in phylogenetischem Sinne zu deuten. Doch stehen einer solchen Deutung noch so zahlreiche und zum Theil gut beglaubigte Angaben gegenüber, dass es gerathen erscheint, einstweilen noch mit der Bildung eines bestimmten Urtheiles zurückzuhalten. Wenn es gestattet wäre, von den Schnecken und Anneliden allein einen Schluss auf die phylogenetische Entwicklung aller Bilaterien zu ziehen, so müsste man zu der Annahme kommen, dass die »Gastraea bilateralis« einen langen schlitzförmigen, bauchständigen Mund besessen habe, der sich im Laufe der Zeit von hinten nach vorn schloss und dessen letzter Rest zum bleibenden Munde wurde.

Das Hinterende des Gastrulamundes ist, wie wir gesehen haben, bei Planorbis etwas vor jener Stelle gelegen, an der später der Enddarm mit der Haut in Berührung tritt. Diese Stelle entspricht genau jener Körpergegend, in der bei anderen Gastropoden schon sehr frühzeitig der After erscheint. Es ist klar, dass man auf die Verschiedenheit, welche bei nahe verwandten Gastropoden hinsichtlich der Zeit, wann es hier zum Durchbruche kommt, existirt, kein allzu grosses Gewicht legen darf, zumal es bekannt ist, dass auch andere Thiere in dieser Beziehung nicht unbeträchtliche Unterschiede aufweisen und dass selbst individuelle Schwankungen nicht eben all zu selten vorkommen. Um so mehr muss aber hervorgehoben

---

[1] BERTH. HATSCHEK, »Beiträge zur Entwicklungsgeschichte und Morphologie der Anneliden.« Sitzb. d. k. Akad. der Wissensch. in Wien, I. Abth. Jahrgang 1876. Derselbe, »Studien über Entwicklungsgeschichte d. Anneliden.« Wien, Hölder, 1878.

[2] A. RAUBER, »Primitivrinne und Urmund. Beitrag zur Entwicklungsgeschichte des Hühnchens.« Morph. Jahrb. II. Bd. 1876. Derselbe, »Primitivstreifen und Neurula der Wirbelthiere in normaler und pathologischer Beziehung.« Leipzig, ENGELMANN, 1877.

Digitized by Google

werden, dass alle Gastropoden sowohl hinsichtlich der Stelle, an der früher oder später der Durchbruch erfolgt, als auch hinsichtlich der Zeit, wann sich diese Stelle besonders bemerkbar macht, vollkommen mit einander übereinstimmen. Bei den Pulmonaten ist es, wie wir gesehen haben, ein einfacher Ectodermhöcker, der diese Stelle besonders kennzeichnet, bei den Pteropoden und Heteropoden dagegen und nach LANGERHANS auch bei den Dermatobranchiern und Pleurobranchiern finden sich an der betreffenden Stelle einige wenige (wie es scheint, stets zwei), durch ihre Grösse und Helligkeit ausgezeichnete Zellen des Ectoderms. Da nun der Gastrulamund, als er noch einen weiten, klaffenden Schlitz bildete, bis nahe an die Afterstelle reichte, so wird es uns erklärlich, dass manche Forscher in den Irrthum verfallen konnten, dass der After aus oder an Stelle des Gastrulamundes seinen Ursprung nehme.

Das Velum der Süsswasser-Pulmonaten wurde zuerst von RAY LANKESTER und bald darauf unabhängig davon von mir an Limnaeen-Embryonen gefunden und als solches richtig erkannt. Freilich hat sich bald nach der Veröffentlichung von RAY LANKESTER's Beobachtungen v. IHERING veranlasst gefunden, diese Angaben zu bezweifeln und das vermeintliche Velum für die Anlage des Mantelrandes zu erklären[1]). Doch sind unsere Beobachtungen seither von einer Anzahl tüchtiger Forscher, darunter FOL und BÜTSCHLI, bestätigt worden und es wird daher Niemandem mehr einfallen können, an der Deutung v. IHERING's festzuhalten. — Die anfängliche Zweireihigkeit des Velums ist deshalb von Interesse, weil sie sich

[1]) Man höre, wie v. IHERING bei dieser Gelegenheit einen der verdienstvollsten Embryologen, RAY LANKESTER, zu schulmeistern sich erlaubt. v. IHERING sagt in seiner Schrift »über die Entwicklungsgeschichte von Helix.« Jen. Zeitschr. f. Nat. IX. Bd. 1875: »Die Mantelanlage hat in neuester Zeit zu einem eigenthümlichen Missverständniss Anlass geboten. Die betreffenden Angaben, gleichfalls in der schon citirten Abhandlung RAY LANKESTER's enthalten, sind für Jeden, der nicht die staunenswerthe Unkenntniss und zugleich die zügellose Phantasie des Autors jener wunderbaren Abhandlung besitzt, so unfasslich und der Widerlegung unwerth, dass nur der Umstand mich veranlasst sie überhaupt zu berücksichtigen, dass RAY LANKESTER für die Bestätigung seiner Ansichten ausdrücklich an die Erfahrungen späterer Schriftsteller über Pulmonatenentwicklung appellirt.« Derselbe v. IHERING, der eine so »zügellose« Sprache führen zu müssen glaubt, hat durch seine Auseinandersetzungen über das »Velum« von Helix, das, wie schon FOL hervorhob, kein Velum ist, sowie durch seine Bemerkung, dass bei Tethys »der Mund auf der Fläche des Velums gelegen ist,« schlagend bewiesen, dass ihm der morphologische Begriff des Velums völlig unbekannt ist.

Digitized by Google

nach Fol auch bei mehreren Pteropoden (Cavolinia, Cleodora) und nach Bütschli bei Paludina vivipara findet. Dieses Verhalten aber, wie es von Hatschek geschehen ist, in phylogenetischer Beziehung zu verwerthen, halte ich zum mindesten für verfrüht. Auch hat es nicht erst der Erörterungen Hatschek's in dessen etwas weitschweifigen »Studien über Entwicklungsgeschichte der Anneliden« bedurft, um die Homologie des Velums der Mollusken mit dem betreffenden Gebilde der Würmerlarven zu erweisen. — Die beiden seitlichen Auftreibungen scheint bisher nur Bütschli gesehen zu haben. Er beschreibt sie als »drei, dicht zusammengelagerte sehr grosse und reichlich mit gelben Körnchen erfüllte Zellen, die dem Ectoderm angehören und sich kugelig über die Seitenfläche des Embryo stark hervorwölben, so dass sie bei der Ansicht des Embryo von oben oder unten wie zwei Ohren auf dessen Seiten hervorspringen«. Sowohl aus dieser Beschreibung, als auch aus der Bemerkung, dass die drei Zellen unbewimpert sind und »jederseits am hinteren Umbiegungsrande des Velums« liegen, geht klar hervor, dass Bütschli die fraglichen Gebilde zwar gesehen, aber ihren Zusammenhang mit dem Velum nicht erkannt hat. Hätte Bütschli die betreffenden Embryonen gefärbt, — was er, wie ich glaube, unterlassen hat — so würde er sich auch davon überzeugt haben, dass jene Gebilde nicht aus drei, sondern aus viel mehr Zellen bestehen und dass die drei (oder auch vier) Auftreibungen nur durch die mächtigen Vacuolen der Velarzellen zu Stande kommen. Was endlich noch den Gehalt jener Zellen an »gelben Körnchen« betrifft, so ist zu bemerken, dass diese Körnchen dem Protoplasma der Zellen selbst angehören und daher nicht etwa auf eine secretorische Thätigkeit derselben zu beziehen sind. Damit fällt auch der Vergleich dieser Gebilde mit den sogenannten »äusseren Urnieren« der Prosobranchier [1]).

Was diese von Bobretzky gefundenen »äusseren Urnieren« betrifft, so werden sie von diesem Forscher »als zwei kleine Gruppen von Ectodermzellen« beschrieben, »welche ganz symmetrisch jederseits der Fussanlage liegen und allmälig immer mehr über die Oberfläche des Körpers hervorragen« [2]). Die Kerne dieser Zellen sollen später nicht mehr wahrzunehmen sein, die Zellen selbst sollen mit einander

[1]) Bütschli, l. c. pag. 226 und 227, Anmerkung.

[2]) Bobretzky, l. c. pag. 116.

Digitized by Google

verschmelzen und in ihrem Inneren sollen sich Hohlräume bilden, in welchen sich kleine bräunliche Concremente inmitten der hellen Flüssigkeit sammeln. Die Abbildungen, welche BOBRETZKY von diesen Organen gibt, sind leider so klein und in histologischer Beziehung so wenig zu brauchen, dass man sich kaum ein bestimmtes Urtheil über die Bedeutung dieser Organe bilden kann. Ihre Lage würde noch am ersten für eine Homologie mit den oben beschriebenen, vacuolenhaltigen Seitentheilen des Velums der Süsswasser-Pulmonaten sprechen. Jedenfalls ist kein einziger triftiger Grund vorhanden, sie für »Urnieren« zu erklären; denn wenn man alle, an den Seiten des Fusses gelegenen Ectodermzellen, in denen sich Concremente finden, für Urnieren ausgeben wollte, so müsste man schliesslich noch dazu kommen, auch die an den Seiten des Fusses gelegenen Becherzellen erwachsener Heliciden für Reste von Urnieren zu halten.

Die Schalendrüse (»shell-gland« RAY LANKESTER, »invagination préconchylienne« FOL, »Schalengrube« BOBRETZKY) wurde, wenn ich nicht irre, zuerst von RAY LANKESTER an Pisidium entdeckt und dann bei anderen Mollusken (Aplysia und Limnaeus) wiedergefunden. Sie ist der Rectalkegel (»tube rectal« LEREBOULLET's und wurde früher vielfach missdeutet. Sie ist allem Anscheine nach ein rudimentäres Organ, welches allen Gastropoden zukommt, bei allen schon sehr frühzeitig erscheint und stets an der Stelle auftritt, an der sich später die Schale bildet. Ueber ihre frühere physiologische Bedeutung lässt sich kaum etwas Bestimmtes sagen. Ebenso wenig ist die Frage zu entscheiden, ob sie mit ähnlichen Organen anderer Thiere, namentlich mit der »Kittdrüse« der Bryozoen homologisirt werden dürfe[1]).

Die Urnieren der Süsswasser-Pulmonaten, welche zuerst STIEBEL gesehen hat, dann aber für lange Zeit wieder in Vergessenheit gerathen waren, wurden bisher, sowohl was ihre Entstehung, als auch was ihren Bau betrifft, von allen Forschern verkannt. FOL[2]) und ich[3]) leiteten sie aus dem Ectoderm ab und ich war überdies

---

[1]) Vergl. darüber: RAY LANKESTER, »On the development of the pond-snail« etc. 368—374; Derselbe, »Remarks on the shell-gland of Cyclas and the Planula of Limnaeus.« Quart. Journ. XIV and XVI vol. 1874 and 1876. Ferner: FOL, Pteropodenentwicklung, pag. 185 u. ff.

[2]) FOL, »Sur le développement des Gastéropodes pulmonés.« Comptes rendus, Tome LXXXI, 1875.

[3]) CARL RABL, »Die Ontogenie der Süsswasser-Pulmonaten.« Jen. Zeitschr. f. Nat. IX. Bd. 1875. pag. 206.

Digitized by Google

noch in den Irrthum verfallen, sie wegen der Richtung der beiden vorderen Gänge mit der Anlage des oberen Schlundganglions in genetische Beziehung zu bringen. Der Wahrheit am nächsten ist unstreitig Bütschli gekommen, der bereits die grosse Urnierenzelle gesehen hat und der auch angibt, dass er vergebens nach einer Oeffnung des nach dem Fusse gerichteten Ganges, in dem er den »Ausführungsgang des ganzen Apparates« vermuthete, gesucht habe. Er beschreibt den Abschnitt, der von der grossen Urnierenzelle eingenommen wird, als einen »rundlichen, mit weiter von Flüssigkeit gefüllter Höhle versehenen Sack« und bemerkt, dass von der vorderen, nach dem Munde gerichteten Wand dieses Sackes »eine sehr grosse Zelle (Drüsenzelle?) frei in seine Höhle« hineinhänge, »dieselbe nahezu halb ausfüllend. Diese mit einem sehr grossen Kern versehene Zelle ist zu einem Stiel ausgezogen, mittels welchem sie an der Wand des Sackes befestigt ist. Sowohl das Protoplasma dieser grossen Zelle, als das der kleinen prismatischen Wandzellen des Sackes wird von gelben Körnchen reichlich erfüllt«[1]. Fol, der zuerst die Homologie unseres Organs mit den Urnieren der Landpulmonaten und den Schleifencanälen der Würmer hervorgehoben hat, beschreibt ihren Bau folgendermassen: »La partie antérieure n'est pas glandulaire chez les Pulmonés aquatiques; elle se présente sous forme d'un tube cilié qui vient s'ouvrir en entonnoir dans la cavité du corps un peu au-dessus de la bouche.«

Die von mir nachgewiesene Zusammensetzung der Urnieren aus durchbohrten Zellen[2]) liefert wohl den schlagendsten Beweis für ihre Homologie mit den Schleifencanälen der Würmer. Um so auffallender muss die Thatsache erscheinen, dass die Urnieren der Landpulmonaten einen wesentlich anderen Bau besitzen. Vielleicht kann man diese Thatsache etwas besser verstehen, wenn man bedenkt, dass auch bei anderen Thieren manche drüsigen Organe ähnlichen Modificationen unterliegen. Ich erinnere in dieser Beziehung nament-

[1]) Bütschli, l. c. pag. 226, Anmerkung.

[2]) Bei der Beobachtung dieser und einiger anderer Verhältnisse war ich durch die Kenntniss der wichtigen, damals noch nicht veröffentlichten Untersuchungen Hatschek's über die Entwicklung von Criodrilus und Polygordius nicht unwesentlich gefördert. Andererseits glaube ich aber auch behaupten zu dürfen, dass Hatschek mehrere in seinen »Studien« enthaltenen Schlüsse nicht oder doch nicht mit jener Zuversicht hätte ziehen können, wenn er nicht um einige meiner wichtigeren Resultate gewusst hätte.

Digitized by Google

lich an die Leber der Wirbelthiere und an die Malpighi'schen Gefässe der Insecten.

Ueber die Entwicklung der Urnieren anderer Gastropoden ist nichts Sicheres bekannt. Aus der dunklen Farbe und dem Körnchenreichthum der Urnierenanlagen von Paludina vivipara scheint wohl hervorzugehen, dass auch hier diese Organe nicht dem Ectoderm, sondern dem Mesoderm ihren Ursprung verdanken [1]).

Von der Entwicklung des Nervensystems und Darmcanals wird später die Rede sein.

Geradeso wie in ihrem anatomischen Bau, stimmen die Embryonen der Gastropoden in correspondirenden Stadien auch in ihrer äusseren Form im hohen Grade mit einander überein. Oft ist in der That der grössere oder geringere Reichthum an Dotterkörnchen das einzige Merkmal, das die Embryonen verschiedener Arten von einander unterscheiden lässt. Freilich rufen andererseits auch specielle Entwicklungsverhältnisse specielle Unterschiede hervor; so finden wir, dass zum Beispiel die Embryonen von Paludina vivipara in ihrer Form nicht unbeträchtlich von denen der nahe verwandten Bithynia abweichen. Doch werden wir auf solche Unterschiede um so weniger Gewicht legen dürfen, als wir wissen, dass der anatomische Bau der Embryonen im Grunde genommen trotz der Verschiedenheit der äusseren Form ein und derselbe bleibt. Mit um so grösserem Nachdrucke werden wir die Uebereinstimmung von Embryonen betonen müssen, welche Formen angehören, die wegen ihrer anatomischen Charaktere in verschiedene Ordnungen oder Unterordnungen gebracht werden. Eine solche Uebereinstimmung tritt uns zum Beispiel zwischen den Embryonen von Limnaeus und Tergipes, von Planorbis und Bithynia, von Hyalaea und Firoloides und von vielen Anderen entgegen. Diese Thatsache muss selbst von solchen Forschern anerkannt werden, die sich bei ihren Untersuchungen mit vornehmer Geringschätzung über die Lehren der vergleichenden Entwicklungsgeschichte hinwegzusetzen pflegen und dieser Wissenschaft gewissermassen die Rolle eines Aschenbrödels in der Zoologie zugetheilt wissen wollen. So sieht sich selbst v. IHERING [2]) zu der Bemerkung

[1]) Vergl. BÜTSCHLI, l. c. Taf. XV, Fig. 8 und 9 *x*.

[2]) Die citirte Stelle ist der Abhandlung über Tethys entnommen (p. 57). In dieser, sowie in zahlreichen anderen Abhandlungen dieses Forschers gibt sich ein eigenthümliches Verkennen des Wesens und der Aufgabe der vergleichenden Entwicklungsgeschichte kund. v. IHERING legt zwar ausdrücklichst und zu wieder-

Digitized by Google

veranlasst, dass »zahlreiche Larven von Prosobranchien denen von Opisthobranchien so auffallend gleichen, dass auch der erfahrenste Embryologe dem anatomischen Bau derselben keine Gründe würde entnehmen können, welche zur Zutheilung der betreffenden Larven zu der einen oder der andren von den beiden, doch so vollkommen verschiedenen Abtheilungen zwängen«.

III. Periode.

Von der Störung der bilateralen Symmetrie bis zum Ende der embryonalen Entwicklung.

Der erste Vorgang, der die bilaterale Symmetrie des Embryo stört, ist die Verschiebung des kleinzelligen Theiles der Darmwand nach rechts. Etwas später sammeln sich am Hinterende des Körpers, an der linken Seite des Darmes mehrere grosse körnchenreiche Zellen, um zur Bildung der ersten Anlage der bleibenden Niere zusammenzutreten. Beide Vorgänge sind aber nicht im Stande, irgend einen störenden Einfluss auf die äussere Symmetrie des Embryo —

---

holten Malen dagegen Verwahrung ein, dass er »die Bedeutung der Ontogenie für die Construction der Stammbäume nicht zu würdigen wisse« (»Tethys«), dass er die Ontogenie »perhorrescire« oder »die vergl. Anatomie einseitig überschätze« (»Peronia«), doch glaube ich, dass diese Vorwürfe angesichts seiner wiederholten Auseinandersetzungen über das Verhältniss der Entwicklungsgeschichte zur Anatomie und Systematik nur vollkommen berechtigt sind. v. IHERING scheint sich nicht klar gemacht zu haben, dass die vergleichende Entwicklungsgeschichte nichts anderes ist, als die vergleichende Anatomie der Embryonen in correspondirenden Lebensaltern und dass ihr daher für die Ermittlung der verwandtschaftlichen Beziehungen ganz dasselbe Recht zusteht, wie der Anatomie. Wenn aber v. IHERING darauf hinweist, dass seine Ansichten und Theorien »die Frucht anhaltender mühsamer Detailuntersuchungen« sind, so glaube ich dagegen bemerken zu müssen, dass die gegenüberstehenden Ansichten anderer Forscher gerade auch nicht die Frucht flüchtiger und leichtfertiger Detailuntersuchungen sind. Im Grunde genommen scheint mir aber der Hinweis auf die Schwierigkeit einer Untersuchung nicht das allergeringste Interesse zu besitzen, da doch bekanntlich die Wissenschaft nur mit den Resultaten einer Untersuchung, ich möchte fast sagen, nur mit »vollendeten Thatsachen« rechnet und es ihr völlig gleichgiltig sein kann, ob diese Resultate den Forschern viel oder wenig Mühe gekostet haben.

Digitized by Google

die Symmetrie der äusseren Körperform — auszuüben. Erst dadurch, dass die Schalendrüse mit dem sie umgebenden Schalenfelde nach rechts rückt, ein Vorgang, der etwas vor der Bildung der ersten Anlage der bleibenden Niere und bald nach der Verschiebung des Darmes erfolgt, geht der streng symmetrische Bau des Embryo verloren und an seine Stelle tritt die dysdipleure Grundform der Schnecken.

Während der dritten Periode gelangen fast alle Organe, die das fertige Thier charakterisiren, zur Ausbildung. Gleichzeitig geht auch die äussere Körperform langsam und allmälig in die Form der erwachsenen Gastropoden über. Um nun störende Wiederholungen zu vermeiden, wollen wir den bisher eingehaltenen Gang der Beschreibung verlassen und die Entwicklung der äusseren Körperform getrennt von der Entwicklung der einzelnen Organe zur Sprache bringen. Freilich wird es auch bei diesem Gange der Beschreibung nicht möglich sein, die beiden Gruppen von Erscheinungen jederzeit scharf von einander zu sondern und wir werden wiederholt bei der Darstellung der einen auch auf die Erscheinungen der anderen Rücksicht zu nehmen gezwungen sein.

A. Die Entwicklung der äusseren Form.

Zu Ende der zweiten Periode hatte der Embryo im Ganzen eine kugelige Form, aus der nur der Fuss und der Afterhöcker etwas hervorragten. Die Schalendrüse hatte zu jener Zeit das Maximum ihrer Grösse erreicht; sie bildete eine mächtige, dickwandige Einsenkung des Ectoderms, die tief gegen den Darm hinein vordrang und genau in der Medianebene des Körpers gelegen war; in ihrer Umgebung zeigte das Ectoderm noch keine Verdickung. Bald aber wird die Drüse wieder kleiner, indem gleichzeitig ihre Umgebung sich verdickt, und rückt aus der Medianebene nach rechts. Ihr Lumen bildet zu dieser Zeit einen engen, schief von rechts oben nach links unten gerichteten Schlitz. Die Ectodermverdickung ihrer Umgebung dehnt sich nach links etwas weiter aus, als nach rechts (Fig. 25 *B*, *sf*), und ist durch einen, anfangs nur schwer sichtbaren Falz (f_1 und f_2) von dem übrigen Ectoderm abgesetzt. Die Schale, ein dünnes, structurloses Häutchen, das sich bei Behandlung mit Reagentien, namentlich mit Essigsäure, leicht von seinem Mutterboden löst und in zahlreiche Falten legt, erstreckt sich über die ganze Ausdehnung

Digitized by Google

der Ectodermverdickung und reicht mit ihren Rändern in den erwähnten Falz hinein. Die verdickte Stelle des Ectoderms, welche wir als Schalenfeld (*sf*) bezeichnen wollen, besteht aus zahlreichen langgestreckten, hochcylindrischen Zellen mit langen, fast spindelförmigen Kernen und scharf umschriebenen, glänzenden Kernkörperchen. An Schnitten durch das Schalenfeld sieht es zuweilen aus, als ob das Ectoderm hier mehrschichtig wäre; doch kommen solche Bilder nur dadurch zu Stande, dass die Kerne der Zellen nicht alle in gleicher Höhe liegen, was schon wegen der dichten Stellung der Zellen schwer möglich wäre, sondern dass sie sich eben, so gut es geht, zwischen und neben einander schieben.

Es kann kaum einem Zweifel unterliegen, dass das Zellenmaterial, aus welchem sich das Schalenfeld aufbaut, zum grössten Theil von der Schalendrüse selbst geliefert wird, die, indem sie sich verkleinert, gewissermassen einen langsamen Ausstülpungsprocess durchmacht. Dabei ordnen sich die Zellen des Schalenfeldes sehr schön und regelmässig um die Oeffnung der atrophirenden Drüse an.

Während der weiteren Entwicklung nimmt das Schalenfeld immer mehr an Umfang zu. Seine Dicke bleibt so lange an allen Stellen dieselbe, als die Schalendrüse noch nicht völlig geschwunden ist. Dann aber verlieren in der Mitte die Zellen ihre hochcylindrische Form, platten sich mehr und mehr ab (Fig. 26 *B*) und sinken schliesslich zu ganz dünnen Häutchen herab, über welche die Schale hinüberzieht (Taf. XXXVII, Fig. 24). Nur an den Rändern behalten sie noch längere Zeit ihre ursprüngliche Form und Höhe, weshalb auch das Schalenfeld hier noch durch geraume Zeit viel dicker, als in der Mitte, erscheint (Fig. 26 *B* und Taf. XXXVII, Fig. 24).

Während dieser Vorgänge streckt sich der Embryo immer mehr in die Länge, sein Fuss tritt schärfer und entschiedener hervor und alsbald beginnen sich die ersten Anlagen der Sinnesorgane bemerkbar zu machen. Schon wenn die Schalendrüse aus der Medianebene nach rechts rückt, wölben sich die beiden Lappen der Scheitelplatte etwas über die Umgebung hervor, so dass der Kopf, von der ventralen Fläche betrachtet, eine grössere Breite als selbst der Fuss zeigt. Bald darauf macht sich jederseits am hinteren, unteren Rande der Scheitelplatte, in der Nähe des Velums, eine Gruppe von Zellen bemerkbar, die sich durch ihre helle Beschaffenheit und ihre Armuth an Körnchen auszeichnen und in denen wir die ersten Anlagen der Augen erkennen (Fig. 25 *A* und 25 *B*, *au*). Zu derselben Zeit sieht

Digitized by Google

man auch jederseits unterhalb des Velums und nur durch eine einzige Zellbreite von ihm getrennt, eine ähnliche Gruppe von Zellen, in der wir die ersten Anlagen der Gehörbläschen erkennen (Fig. 25 *A*, *w*). Die Hervorwölbung der Scheitelplatte führt schliesslich zur Bildung zweier stumpfer Lappen, der Fühler (Fig. 26 *A* u. 26 *B*, *F*).

Die Schale ruht zu dieser Zeit dem mächtigen, gewölbten Rücken wie eine Kuppe auf; sie reicht rechts fast bis zur Urniere dieser Seite herab (Fig. 26 *A* und 26 *B*), während sie sich links nur etwa bis zur Höhe des Afterhöckers erstreckt. Mit ihren Rändern ist sie in den früher erwähnten Falz eingepflanzt, welcher sich unterdessen zu einem mächtigen Wulste ausgebildet hat, der wie jener Falz aus einer Ectodermfalte besteht, in welche sich einzelne Mesodermzellen hinein fortsetzen (vgl. Fig. 26 *A* und 26 *B*, *T*, und Taf. XXXVII, Fig. 21—24, *T*). Dieser Wulst zeigt schon sehr frühzeitig eine lebhafte Flimmerung.

Der Afterhöcker rückt zur Zeit, als die Schalendrüse nur mehr eine sehr geringe Grösse besitzt, aus der Medianlinie eine Strecke weit nach der rechten Seite des Embryo, während gleichzeitig die Anlage der bleibenden Niere, die sich noch geraume Zeit vor dieser Verschiebung bei tiefer Einstellung an der linken Seite des Enddarmes bemerkbar macht, nach der entgegengesetzten Körperseite rückt.

Sobald der Embryo jenes Stadium erreicht hat, welches uns in Fig. 26 *A* und 26 *B* entgegentritt, oder selbst schon etwas früher, machen sich die ersten Contractionen seiner Muskelfasern bemerkbar. Dadurch wird die Bewegung des Embryo von dieser Zeit an eine doppelte: erstens rotirt er vermöge seiner Cilien mit grosser Lebhaftigkeit in dem ihn umgebenden Eiweiss, und zweitens führt er vermöge seiner Muskelfasern mehr selbständige Bewegungen aus. Diese mehr selbständigen Bewegungen beschränken sich anfangs fast bloss auf den Fuss und gehen gewöhnlich in der Weise vor sich, dass derselbe mehr oder weniger kräftig nach rückwärts gegen die Schale gezogen wird. Einen besonderen Rhythmus, wie derselbe von vielen Autoren behauptet wird, habe ich dabei nicht wahrnehmen können; ich habe vielmehr immer gefunden, dass die Zusammenziehungen sehr unregelmässig nach bald längeren, bald kürzeren Pausen und bald mehr, bald minder kräftig erfolgen. Ebenso wenig habe ich selbständige Contractionen der Nackengegend, wie sie bei anderen Schnecken vorkommen, wahrnehmen können. Es ist klar,

Digitized by Google

dass, wenn der Fuss nach rückwärts gezogen wird, der Nacken sich abflachen muss, während andererseits die Erschlaffung des Fusses eine Hervorwölbung des Nackens zur Folge haben muss. Demnach sind auch die Aufblähungen und Zusammenziehungen des Nackens nur die Folge der Contractionen und Expansionen des Fusses und die rhythmische Abwechslung, welche zwischen beiden herrscht, kommt einzig und allein auf Rechnung der Bewegungen des Fusses. Sowohl die rotirenden, als auch die mehr selbständigen Bewegungen des Embryo spielen in seinem Haushalte eine wichtige Rolle: durch jene kommt der Embryo fortwährend mit neuen Theilen des ihn umgebenden Mediums in Berührung, durch diese wird das Blut oder die Haemolymphe in die verschiedenen Theile des Körpers getrieben. Durch jene werden also gewissermassen die noch fehlenden Respirationsorgane, durch diese die noch fehlenden Circulationsorgane ersetzt.

Während der weiteren Entwicklung nimmt der Embryo rasch an Grösse zu. Dabei ist es auch jetzt wieder der Rücken, der sich durch eine besonders auffallende Entwicklung bemerkbar macht. Die Schale gewinnt immer mehr an Ausdehnung und verliert zugleich ihre ursprüngliche Biegsamkeit und Elasticität; es ist dies die Folge der Ablagerung von kohlensaurem Kalk in ihrer hyalinen, häutigen Grundsubstanz. Ihr Rand reicht nur an einer Stelle etwas tiefer unter den flimmernden Wulst, dessen wir oben Erwähnung gethan haben, hinein; diese Stelle entspricht genau jener Gegend, in der der Wulst selbst eine Unterbrechung erleidet (Fig. 31 *A* und 31 *B*, *sr*). Wenn man den Embryo des betreffenden Stadiums von hinten und unten betrachtet, so bemerkt man zwischen der Anlage der bleibenden Niere und dem Enddarm eine jetzt noch ziemlich seichte, aber allmälig tiefer werdende Einbuchtung (*At*), in der wir die erste Anlage der Athemhöhle erkennen. Nun sehen wir, dass der Flimmerwulst selbst nichts anderes, als den Mantelrand bezeichnet.

In dem nächsten, von uns abgebildeten Stadium, welches in anatomischer Beziehung fast nur durch die Entwicklung des Herzens charakterisirt ist, hat die Athemhöhle schon beträchtlich an Ausdehnung gewonnen (Fig. 32 *A*). Der Mantelrand zeigt an der Ausmündungsstelle der bleibenden Niere eine mächtige Auftreibung; eine zweite, ähnliche, aber minder grosse Auftreibung findet sich an der rechten Seite der Athemhöhle, dort, wo der Enddarm mit der Haut in Berührung tritt.

Digitized by Google

Die Veränderungen der äusseren Körperform, welche der Embryo während der weiteren Stadien erleidet, beschränken sich fast nur auf eine Grössenzunahme aller seiner Theile. Der Kopf tritt immer deutlicher hervor, die Fühler strecken sich in die Länge und nehmen eine fadenförmige Gestalt an, der Fuss bekommt eine dreieckige Form, der Eingeweidesack gewinnt zusehends an Grösse und Ausdehnung, der Mantel dehnt sich immer mehr nach links aus, After und Nierenöffnung rücken mit dem Mantelrande nach vorn und die Schale senkt sich allmälig nach der linken Seite des Körpers herab (Fig. 33). In demselben Maasse, als die Grösse des Embryo zunimmt, treten seine rotirenden Bewegungen in den Hintergrund und die activen Bewegungen nehmen an Intensität zu. Die erwachsenen Embryonen führen mit ihrer mächtigen Mundmasse fortwährend Schluckbewegungen aus, strecken sich zuweilen weit aus ihrem Gehäuse hervor, um sich dann, wie erschreckt, plötzlich wieder in dasselbe zurückzuziehen, und sprengen schliesslich die sie beengende Hülle. Anfangs bleiben sie dann noch einige Zeit am Laiche kleben, bald aber kriechen sie frei und munter im Wasser umher und gehen auf eigenen Nahrungserwerb aus. Dabei suchen sie mit Vorliebe die Oberfläche des Wassers auf und kriechen oder schwimmen wohl auch, wie die erwachsenen Thiere, mit nach aufwärts gerichteter Sohle an der Wasserfläche.

B. Die Entwicklung der Organe.

1) Entwicklung des Nervensystems und der Sinnesorgane. Bevor wir die Darstellung der Entwicklung des Nervensystems dort wieder aufnehmen, wo wir sie unterbrochen haben, wird es von Vortheil sein, einen kurzen Rückblick auf die Vorgänge zu werfen, welche wir bisher kennen gelernt haben.

Wir haben gesehen, dass zur Zeit, als das Mesoderm jederseits nur aus zwei Zellen bestand, die Zellen hinter dem animalen Pol sich sehr bedeutend abflachten und die Zellen des animalen Poles selbst nach vorn und den Seiten verdrängten. Bald darauf machte sich an diesen eine lebhafte Zellvermehrung bemerkbar, welche zur Bildung einer zweilappigen, aus zahlreichen cylindrischen Elementen bestehenden Zellenplatte führte. Diese Zellenplatte haben wir wegen ihrer Aehnlichkeit mit dem entsprechenden Organe vieler Würmer als Scheitelplatte bezeichnet und haben weiterhin gefunden, dass in demselben Maasse, als sich die beiden Lappen dieser Platte ver-

Digitized by Google

grösserten und die Zahl ihrer Zellen zunahm, die Verbindungsbrücke zwischen beiden atrophirte und schliesslich vollständig verschwand. Demnach bestand zu Ende der zweiten Periode die Anlage des Nervensystems aus zwei, innerhalb des Velarfeldes gelegenen mächtigen Lappen, deren beträchtliche Dicke uns kaum darüber im Zweifel lassen konnte, dass auch bereits eine Proliferation ihrer Zellen in die Tiefe stattgefunden hatte. Wenn wir nun durch einen Embryo, dessen Schalendrüse soeben aus der Medianebene nach der rechten Seite gerückt ist, eine Serie von Schnitten legen, so bemerken wir auch in der That, dass die beiden Lappen ihre Einschichtigkeit verloren haben und zu mächtigen verdickten Massen herangewachsen sind. Ebensowenig aber, als wir von einer Einschichtigkeit dieser beiden Massen sprechen dürfen, ist es auch gestattet, von einer Mehrschichtigkeit derselben zu sprechen. Es sind eben mächtige Wucherungen des Ectoderms, in denen die Zellen ganz unregelmässig durch und über einander liegen. Schon der zweite Schnitt der Serie kann uns darüber nicht einen Augenblick im Zweifel lassen; der dritte Schnitt, den wir auf Taf. XXXVI, Fig. 5 abgebildet haben, zeigt uns dasselbe Verhalten; ja ich möchte fast behaupten, dass mein Präparat die betreffenden Verhältnisse noch deutlicher zeige, als meine Zeichnung; auch am vierten Schnitt ist die Verdickung, namentlich an einer Seite, noch sehr schön zu sehen; der fünfte Schnitt dagegen zeigt das Ectoderm nur mehr als einfache, aus hohen dichtgedrängten Zellen bestehende Lage. Von der Anlage irgend eines Sinnesorganes ist an keinem Schnitte etwas zu sehen; ebenso wenig von der Anlage des Fussganglions.

Die nächste Serie, aus der wir vier aufeinander folgende Schnitte abgebildet haben (Fig. 8—11), ist durch einen Embryo gelegt, der sich in seiner äusseren Form nur sehr wenig von dem vorhergehenden unterschied. Schon der zweite und dritte Schnitt der Serie lassen uns die Verdickung der beiden Hälften der Scheitelplatte erkennen; noch schöner zeigt sie der vierte Schnitt, den wir in Fig. 8 abgebildet haben; dasselbe gilt auch von den drei folgenden Schnitten (Fig. 9—11). Auch am achten und neunten ist die Verdickung noch sehr gut zu sehen; der zehnte ist leider verunglückt. Fast an allen Schnitten kann man sehen, dass die Proliferation der Zellen namentlich an den Seiten, in der Nähe des Velums, eine sehr lebhafte ist und dass von hier aus die Zellen sichtlich in grosser Menge in die Scheitelplatte hineinwuchern; auch sieht man hier regelmässig eine seichte Einsenkung des Ecto-

Digitized by Google

derms. — Am sechsten Schnitte der Serie (Fig. 10) bemerkt man am Rande der Scheitelplatte die Augenblase einer Seite (*au*), desgleichen im Fusse das Gehörbläschen (*w*); letzteres ist auch noch am nächsten Schnitte zu sehen (Fig. 11 *w*). Die Schnitte sind nicht genau senkrecht zur Medianebene geführt und daher kommt es, dass die Augenblase der anderen Seite erst an dem neunten Schnitte zu sehen ist; das Gehörbläschen derselben Seite war vermuthlich an dem verunglückten zehnten Schnitte zu sehen.

Die Verdickung der beiden Hälften der Scheitelplatte können wir auch noch an dem auf Taf. XXXVII, Fig. 12 abgebildeten vierten Schnitte einer Serie durch einen etwas älteren Embryo erkennen.

Wenn wir dann noch einen Embryo des Stadiums von Taf. XXXIV, Fig. 26, in Schnitte zerlegen, so finden wir, dass sich zu dieser Zeit schon der grösste Theil der Ganglienanlagen von der Oberfläche abgelöst hat und dass nur mehr die seitlichen Partien mit dem Ectoderm in Verbindung stehen (Taf. XXXVII, Fig. 20 *G*). Daraus geht hervor, dass die Ablösung an dem medialen Rande der Scheitellappen beginnt und nach den Seiten hin weiterschreitet. Am längsten bleiben also die Ganglienanlagen an derjenigen Stelle mit der Haut in Verbindung, an welcher die Proliferation der Zellen am lebhaftesten war. Die beiden Knoten des oberen Schlundganglions stellen zu dieser Zeit langgestreckte birnförmige Gebilde dar, die mit ihrem zugespitzten Ende nach innen und hinten ragen (vergl. auch Taf. XXXIV, Fig. 26 *A*) und deren Basis mit der Haut in Verbindung steht.

Ueber die Entwicklung der beiden Knoten des unteren Schlundganglions bin ich leider nicht ganz ins Klare gekommen. Mit Sicherheit darf ich nur behaupten, dass der Bildung dieses Ganglions keine Verdickung des Ectoderms zu den Seiten des Fusses vorausgeht und dass daher dasselbe anderswoher seinen Ursprung nehmen muss. Für eine Bildung desselben aus dem Mesoderm spricht gleichfalls kein einziger triftiger Grund. Es bleibt also nur die Annahme übrig, dass es aus gleicher Anlage mit dem oberen Schlundganglion, also gleichfalls aus der Scheitelplatte, seinen Ursprung nehme. Und dafür sprechen auch in der That alle meine Beobachtungen. Namentlich möchte ich darauf hinweisen, dass man in dem Stadium, welches unmittelbar der Bildung des Fussganglions vorhergeht, von dem hinteren unteren Theile jedes Scheitellappens einen Zellenstrang ausgehen sieht, der genau nach

Digitized by Google

jener Gegend verläuft, in welcher bald darauf die erste Anlage des Ganglions erscheint (vergl. Taf. XXXVI, Fig. 11 *vs*). Auch in späteren Stadien sieht man meistens (oder vielleicht immer) einzelne Zellen von den beiden Knoten des oberen Schlundganglions zu denen des unteren hinziehen.

Die Gestalt beider Knoten ist anfangs länglichrund, und die Zellen derselben besitzen nur eine spärliche Menge von Protoplasma. Später, etwa zur Zeit der Bildung des Herzens, tritt im Centrum jedes Knotens eine weisse Substanz, vielleicht die Anlage der Fasermasse, auf; eine Faserung selbst habe ich aber daran nicht wahrnehmen können. Im weiteren Verlaufe bekommt jeder Knoten an seiner dorsalen Fläche und etwas nach innen zu eine ziemlich tiefe Einbuchtung, in welche sich das Gehörbläschen hineinlegt (Fig. 31 bis 33). Bei den reifen Embryonen haben die Ganglien eine sehr beträchtliche Grösse erreicht und zeigen, von der Seite betrachtet, eine dreieckige Form (Fig. 33).

Von anderen Gebilden, die aller Wahrscheinlichkeit nach gangliöser Natur sind, bemerkt man zu der Zeit, als die bleibende Niere zum Durchbruche kommt, an jeder Seite des Körpers in der Nähe des Mantelrandes eine, aus einer beträchtlichen Anzahl von Zellen bestehende Masse, von welcher ein Faserstrang nach vorn in der Richtung gegen das obere Schlundganglion zieht, während später auch ein zweiter nach hinten verläuft (Fig. 31 und 32, γ und γ_1). Ueber die Entstehung dieser Gebilde besitze ich keine Beobachtungen.

Was die Sinnesorgane betrifft, so entstehen die Fühler als stumpfe Fortsätze der Scheitellappen, welche anfangs bloss aus Ectoderm bestehen und in die sich erst später das Mesoderm hinein fortsetzt. Im weiteren Verlaufe der Entwicklung nehmen sie immer mehr an Grösse zu, statten sich an ihrer Oberfläche mit einem zarten Flimmerkleide aus und bekommen schliesslich eine langgestreckte, fadenförmige Gestalt.

Die Augen machen sich zuerst als kleine, rundliche, helle Flecke am hinteren unteren Rande der Scheitellappen bemerkbar und bestehen anfangs aus einer Gruppe heller, cylindrischer Ectodermzellen. Bald darauf stülpen sich diese Flecke in der Mitte ein, so dass es auf jeder Seite zur Bildung eines kleinen Säckchens (Taf. XXXVII, Fig. 19) kommt, das sich alsbald von der Oberfläche abschnürt und sodann ein kleines, aus wenigen Zellen bestehendes, kugeliges Bläschen (Taf. XXXVI, Fig. 10 *au*) bildet, das

Digitized by Google

unmittelbar unter der Haut, an der Basis der Fühler, gelegen ist. Die Stelle, an welcher die Einstülpung des Augenfleckes erfolgt, ist bei Planorbis sehr klein und eng umschrieben; daher kommt es, dass man nur selten klare Bilder von der Einstülpung bekommt. Bei anderen Schnecken dagegen, wie zum Beispiel bei Bithynia tentaculata, ist dieselbe mehr ausgedehnt, die Zellen selbst sind breiter und höher, die Einstülpungsöffnung ist weiter und man erhält daher auch an Schnitten meist sehr schöne und klare Bilder von der Einstülpung. Einige Zeit nachdem die Bildung der beiden Augenbläschen vollendet ist, bemerkt man in ihrem Inneren an Stelle der hellen Flüssigkeit, welche anfangs die Höhle erfüllte, ein gelbliches, stark lichtbrechendes, kugeliges Körperchen, in dem wir die erste Anlage der Linse erkennen (Taf. XXXV, Fig. 31 *A*). Bald darauf kommt es zur Ablagerung eines Pigmentes von blassvioletter Farbe, das allmälig dunkler wird und gegen das Ende der embryonalen Entwicklung eine schöne schwarzviolette Farbe annimmt (vgl. Fig. 32 *A*, 32 *B* und 33). Ueber die mit diesen Vorgängen verbundenen histologischen Differenzirungen kann ich, da meine Schnitte durch die Augen älterer Embryonen nicht gut gelungen sind, nichts Bestimmtes angeben [1]).

Die Gehörbläschen entstehen ungefähr gleichzeitig mit den Augen und entwickeln sich aus kleinen rundlichen oder ovalen Gruppen heller, cylindrischer Zellen des Ectoderms, welche zu beiden Seiten des Fusses, eine Zellbreite hinter den vacuolenhaltigen Seitentheilen des Velums gelegen sind (Taf. XXXIV, Fig. 25 *A*, *w*).

---

[1]) Ueber die Bildung der Augen habe ich in meiner »Ontogenie der Süsswasser-Pulmonaten« gesagt: Die Augen »entstehen an der Basis der Fühler (also auch innerhalb des rudimentären Velum) und erscheinen anfangs als kleine rundliche oder ovale Flecke, welche sich durch ihr starkes Lichtbrechungsvermögen und ihre grosse Durchsichtigkeit von der Umgebung scharf abheben. Diese hellen Flecke bestehen aus langen durchsichtigen Exodermzellen« etc. »In ihrem Grunde bemerkt man schon sehr frühzeitig Pigmentflecke von blassvioletter Farbe; .... Sehr bald nach der Ablagerung des Pigmentes, ja vielleicht gleichzeitig mit dieser, zeigt sich eine grubenförmige Vertiefung des Augenfleckes etc.« Nun schreibt Bobretzky l. c. pag. 142 folgendermassen: »Nach C. Rabl soll das Auge bei Pulmonaten anfangs als einfacher Pigmentfleck (!) erscheinen, welcher sich später (!) grubenförmig vertieft und von dem Ectoderm abschnürt«. Nun hatte ich allerdings die Vertiefung zu spät angesetzt, indem ich offenbar die Vertiefung am Rande der Scheitelplatte, die oben erwähnt wurde, mit der Vertiefung des Augenfleckes verwechselte, aber ich hatte nicht gesagt, dass das Auge anfangs als ein »einfacher« Pigmentfleck erscheine.

Digitized by Google

Eine Einstülpung dieser Zellgruppen habe ich nicht mit Sicherheit wahrnehmen können; es scheint mir daher, dass, wie bei der Bildung der Augenbläschen, die Einstülpung nur an einer sehr eng umschriebenen Stelle erfolgt, so dass es nur einem glücklichen Ungefähr zu verdanken ist, wenn ein Schnitt gerade die Einstülpungsöffnung trifft. Die Gehörbläschen bilden, nachdem sie ausser Zusammenhang mit dem Ectoderm getreten sind, kleine, verhältnissmässig zellenarme, mit klarer Flüssigkeit erfüllte, kugelige Gebilde, welche dem Ectoderm dicht anliegen und deren äussere Wand anfangs viel dünner ist, als die innere. Später rücken sie allmälig nach hinten und innen und legen sich schliesslich in die an der oberen Fläche der Fussganglienknoten für sie bereit stehenden Grübchen (Taf. XXXV, Fig. 31—33). Ihre Zellen nehmen dabei eine kurz prismatische Form an und statten sich an ihren inneren Enden mit zarten Flimmerhaaren aus. Gegen das Ende der embryonalen Entwicklung bemerkt man im Innern der Bläschen kleine, längliche, stark lichtbrechende Krystalle, deren Zahl rasch zunimmt und die schliesslich den ganzen Hohlraum erfüllen. Anfangs werden dieselben von den Flimmerhaaren in beständiger, zitternder Bewegung erhalten, während später wenn die Zahl der Otolithen beträchtlicher wird, die Intensität der Bewegung immer mehr abnimmt. Die Grösse der Otolithen ist sehr verschieden und ihre Zahl kann in beiden Bläschen eine ungleiche sein.

2) Entwicklung des Darmcanals. Der Darm bestand zu Ende der zweiten Entwicklungsperiode aus mehreren differenten Abschnitten, von denen nur der vorderste mit der Zungenscheide dem Ectoderm seinen Ursprung verdankte, während der ganze Mitteldarm und selbst die Anlage des Enddarmes aus dem Entoderm hervorgegangen war. Eine scharfe Grenze zwischen diesen beiden, genetisch von einander verschiedenen Theilen existirt nicht und es ist daher auch nicht möglich, anzugeben, ob das Epithel des Oesophagus aus dem Ectoderm oder aus dem Entoderm hervorgegangen sei.

Wir wollen nun zuerst die Weiterentwicklung des Vorderdarmes in Betracht ziehen, sodann auf die Entwicklung des Mittel- und Enddarmes übergehen und schliesslich der Bildung der Darmmuskulatur mit einigen Worten gedenken.

Der Mund zeigt während der ganzen embryonalen Entwicklung die Form eines longitudinalen Spaltes, dessen vorderes, unmittelbar hinter dem Velum gelegenes Ende etwas breiter ist, als das

Digitized by Google

hintere. Er wird ringsum von hohen Flimmerzellen umsäumt. Diese Zellen setzen sich direct in die Mundhöhle hinein fort und kleiden dieselbe nach allen Richtungen hin aus. Nur die obere Wand derselben zeigt eine etwas andere Beschaffenheit. Hier verläuft nämlich längs der Medianlinie eine einfache Reihe körnchenreicher Zellen, deren Flimmern viel dicker und länger sind, als die der anderen, und deren Kerne nicht, wie bei diesen, in der Mitte, sondern in der Basis der Zellen liegen[1]). Längs dieser Zellreihe verläuft in der oberen Wand der Mundhöhle eine seichte Furche (Taf. XXXVII, Fig. 12 und 20 *cl*).

Von der unteren Wand der Mundhöhle geht, wie wir gesehen haben, ein kurzer, blinder Fortsatz aus, der sich nach hinten und unten richtet und die Anlage der Zungenscheide darstellt. Das Epithel derselben besteht, wie das der Mundhöhle, aus hohen, cylindrischen Zellen, ist jedoch nicht mit Flimmerhaaren ausgestattet (Taf. XXXVI und XXXVII, Fig. 5, 12 und 20). In dem Stadium, in welchem die bleibende Niere nach aussen durchbricht, oder schon etwas früher, bemerkt man in der schmalen, queren Höhle der Zungenscheide ein zartes, glashell durchsichtiges, hyalines Häutchen, das die erste Anlage der Radula darstellt (Fig. 31). Bald darauf machen sich in der Medianlinie desselben die ersten Zähnchen bemerkbar. Die Bildung der Zähne schreitet dann allmälig nach den Seiten hin weiter.

Das Epithel des Oesophagus besteht aus ziemlich niedrigen Zellen, die wie die Zellen der Mundhöhle mit Flimmerhaaren ausgestattet zu sein scheinen, aber viel weniger dicht gedrängt stehen, als diese.

Die geräumige Höhle des Mitteldarmes wird, wie wir gesehen haben, von zweierlei Zellen begrenzt: erstens von einer grossen Anzahl kleiner, prismatischer oder cylindrischer und zweitens von weniger zahlreichen, dafür aber bedeutend grösseren, rundlichen oder polygonalen Elementen. Jene setzen eine ziemlich breite Platte zusammen, die anfangs genau in der Medianebene des Körpers an der Bauchseite nach hinten zieht, hier gegen den Rücken umbiegt und dann an der Rückenseite wieder eine Strecke weit nach vorn verläuft (vgl. Fig. 24 *A*, *D*). Demnach können wir an dieser Zell-

[1]) Diese Zellreihe entspricht offenbar der von Fol erwähnten »crête longitudinale«, welche, wie es scheint, bei Helix viel mächtiger entwickelt ist und hier von v. Ihering für ein Velum gehalten wurde.

Digitized by Google

platte selbst wieder einen ventralen, einen hinteren und einen dorsalen Abschnitt unterscheiden. Dort, wo der ventrale Abschnitt in den hinteren umbiegt, geht der Enddarm als hohler, langgestreckter Fortsatz des Mitteldarmes aus. Wenn wir daher einen Embryo der Reihe nach in Querschnitte zerlegen, so werden wir finden, dass die Höhle des Mitteldarmes an den meisten Schnitten sowohl gegen den Bauch, als gegen den Rücken von kleinen Cylinderzellen begrenzt wird (vergl. Taf. XXXVI, Fig. 2) und dass die grossen polygonalen Zellen (*I*) nur nach den Seiten hin die Begrenzung vervollständigen. Die ventrale und dorsale Platte der kleinen Zellen entspricht also nur dem ventralen und dorsalen Abschnitte der erwähnten Zellenplatte. — Wir wollen im Folgenden die kleinen Zellen kurzweg als Cylinderzellen, die grossen als Eiweisszellen des Darmes bezeichnen.

Diese Bemerkungen glaubte ich vorausschicken zu müssen, um das Verständniss der folgenden Vorgänge zu erleichtern.

Es wurde bereits erwähnt, dass die bilaterale Symmetrie des Embryo schon vor der Bildung der bleibenden Niere und vor der Verschiebung der Schalendrüse dadurch gestört wird, dass der kleinzellige Theil der Darmwand nach rechts rückt. Unsere Figuren 25 *B* und 26 *B*, Taf. XXXIV, zeigen uns diese Verschiebung zu einer etwas späteren Zeit. Wenn wir nun einen Embryo unmittelbar vor dem Auftreten der ersten Anlage der bleibenden Niere in Schnitte zerlegen, so finden wir (Taf. XXXVI, Fig. 3), dass sowohl der ventrale, als der dorsale Abschnitt der kleinzelligen Darmplatte nach der Seite hin verschoben sind; wir finden aber auch, dass sich der rechte Rand der dorsalen Platte sehr bedeutend dem rechten Rande der ventralen Platte nähert und dass daher die Darmhöhle rechts in viel geringerer Ausdehnung von Eiweisszellen begrenzt wird, als links. (Auf den betreffenden Figuren erscheint das, was rechts liegt, auf der linken Seite und umgekehrt; man muss sich daher die Schnitte umgelegt denken.) Dieses Verhalten finden wir in dem nächsten Stadium noch etwas weiter entwickelt (Taf. XXXVI, Fig. 6); wir finden, dass an der rechten Seite die beiden Zellenplatten schon so nahe gerückt sind, dass nur mehr ein sehr schmaler Raum zwischen beiden übrig bleibt, während an der linken die Darmhöhle noch in grosser Ausdehnung von Eiweisszellen begrenzt wird. Dasselbe Verhalten führt uns auch der auf Taf. XXXVII, Fig. 13 abgebildete Schnitt durch einen etwas

Digitized by Google

älteren Embryo vor Augen; der einzige Unterschied gegen früher besteht darin, dass das Lumen des Darmes selbst weiter geworden ist. Wenn wir dann endlich einen noch etwas älteren Embryo in Schnitte zerlegen, so finden wir, dass im vorderen Theile des Mitteldarmes bereits eine vollständige Vereinigung der dorsalen und ventralen Platte stattgefunden hat (Taf. XXXVII, Fig. 23) und dass an der rechten Seite nur noch in seinem hinteren Theile, dort, wo der Enddarm seinen Ursprung nimmt, eine ganz kleine, höchstens 0,02 Millimeter lange und noch viel schmälere Stelle existirt, welche nicht von Cylinderzellen begrenzt wird. — Daraus geht also hervor, dass mit der Verschiebung des kleinzelligen Theiles der Darmwand eine ungleichmässige Entwicklung seines dorsalen und ventralen Abschnittes einhergeht, welche schliesslich zu einer theilweisen Vereinigung dieser Abschnitte an der rechten Seite der Darmhöhle führt.

Die Eiweisszellen, — der zweite Bestandtheil des Mitteldarmes, — haben die Aufgabe, das von aussen aufgenommene Eiweiss zu resorbiren. Das Eiweiss gelangt durch den Mund in den Oesophagus und von da in den Mitteldarm. Hier ist es in Form grösserer oder kleinerer Tropfen in einer wasserhellen Flüssigkeit, die vermuthlich die Rolle eines Verdauungssaftes spielt, suspendirt. Diejenigen Tropfen, welche sich an die grossen Eiweisszellen anlegen, werden alsbald von ihnen aufgenommen und resorbirt. Die Eiweissaufnahme geschieht von Seiten der grossen Zellen immer und ausnahmslos in der Nähe der Kerne, wobei diese durch den Druck der aufgenommenen Tropfen die verschiedensten Formen annehmen können (Taf. XXXVI, Fig. 2, 3, 4, 6, 7 *k* und Taf. XXXVII, Fig. 13, 14, 21, 22, 23 und 24 *k*). Es beweist dies, dass die Kerne keine festen, unveränderlichen Gebilde sind, sondern dass sich ihre Form stets, so gut es eben geht, der Umgebung anzupassen sucht. Ueberdies deutet der Umstand, dass die Eiweissaufnahme immer in der Nähe der Kerne erfolgt, darauf hin, dass die Kerne bei der Resorption eine wichtige und wahrscheinlich sogar die wichtigste Rolle spielen. Welcher Art dieser Einfluss der Kerne auf das Eiweiss ist, lässt sich freilich nicht bestimmen.

Das Eiweiss erleidet bei der Resorption eine eigenthümliche Umwandlung. Dasjenige Eiweiss, welches den Embryo umgibt und welches sich sodann in Form kleiner Tropfen in der Höhle des Mitteldarms findet, färbt sich mit Carmin blassroth; dasjenige Eiweiss dagegen, welches die Hauptmasse der Eiweisszellen ausmacht, färbt

Digitized by Google

sich mit Carmin gar nicht (vergl. namentl. Taf. XXXVII, Fig. 21, 22 und 23). Man kann sich nun leicht davon überzeugen, dass diese Umwandlung nicht schon in der Darmhöhle selbst, also nicht schon bei der Verdauung, sondern erst in den Eiweisszellen, also erst nach erfolgter Resorption, erfolgt. Man sieht nämlich gar nicht selten, dass die kleinen, bereits resorbirten und schon fast ganz umgewandelten Eiweisstropfen wieder ein oder mehrere sehr kleine Tröpfchen umschliessen, die sich noch ganz wie unverändertes Eiweiss verhalten und sich also, wie dieses, mit Carmin noch roth färben (vergl. namentl. Taf. XXXVII, Fig. 13 und 14). Daraus geht hervor, dass die Umwandlung des Eiweisses an der Oberfläche der resorbirten Tropfen beginnt und gegen die Mitte allmälig weiterschreitet. Erst, wenn diese Umwandlung vollendet ist, fliessen die Tropfen mit der Hauptmasse der Eiweisszellen zusammen.

Welche Bedeutung die Flüssigkeit besitzt, in der die Eiweisstropfen in der Darmhöhle suspendirt sind, ist ohne mikrochemische Reactionen nicht mit Sicherheit zu entscheiden. Es wurde oben die Vermuthung ausgesprochen, dass sie die Rolle eines Verdauungssaftes spiele; dafür spricht namentlich der Umstand, dass man das Eiweiss im Darme sehr häufig im Zustande vollständiger Zerstäubung findet (Taf. XXXVI, Fig. 3). Es wäre daher ganz wohl denkbar, dass jene Flüssigkeit gewissermassen einen zerstäubenden oder, wenn man lieber will, emulgirenden Einfluss auf das Eiweiss ausübe.

In Folge der fortgesetzten Eiweissaufnahme nehmen die Eiweisszellen immer mehr an Umfang zu und erreichen schliesslich eine ganz colossale Grösse (Taf. XXXV, Fig. 31 und 32). Erst gegen das Ende der embryonalen Entwicklung theilen sie sich in immer kleinere und kleinere Elemente und vereinigen sich schliesslich zu grösseren oder kleineren Lappen, welche allmälig eine gelblichbraune Farbe annehmen und schliesslich zu den Anlagen der Leberlappen zu werden scheinen. Doch müsste die Richtigkeit dieser Vermuthung erst mit Hülfe von Schnitten nachgewiesen werden.

Ueber den Enddarm ist wenig zu sagen. Er besteht, wie der Theil der Darmwand, aus dem er hervorgegangen, aus zahlreichen dichtgedrängten Cylinderzellen und endigt blind unmittelbar unter der Haut. Anfangs verläuft er in gerader Richtung in der Medianebene nach hinten, später aber, wenn die Schalendrüse fast ganz geschwunden ist, wendet er sich nach der rechten Seite und nimmt

Digitized by Google

dadurch einen schiefen Verlauf an. Sowie sich dann später die Athemhöhle zu bilden beginnt (Taf. XXXV, Fig. 31 *B*), bemerkt man ihn an der rechten Seite des Mantels. Mit der weiteren Ausbildung von Athemhöhle und Mantel zieht er allmälig nach vorn (Fig. 32 *A*), behält aber dabei seine Lage an der rechten Seite der Athemhöhle unverändert bei. Wann es zur Bildung der Afteröffnung kommt, weiss ich nicht mit Sicherheit anzugeben. Zur Zeit der Entwicklung der Athemhöhle ist sie noch nicht erfolgt; doch bemerkt man schon etwas früher, dass die Epithelzellen des Darmes an der Stelle, wo dieser die Haut berührt, zu schwinden beginnen, so dass das Darmlumen nur mehr von einer einzigen Schicht von Zellen überdeckt ist (Taf. XXXVII, Fig. 16 *d*).

Was die weitere Entwicklung der übrigen Darmabschnitte betrifft, so muss vor Allem erwähnt werden, dass der Oesophagus immer mehr an Länge zunimmt und schon frühzeitig an der Stelle, an welcher er in den Mitteldarm einmündet, also an der Cardia, eine Knickung erfährt (Taf. XXXIV und XXXV, Fig. 26 *A*, 31 und 32). Wenn man daher durch diese Stelle Schnitte führt, so sieht man zwei Lumina neben einander: das Lumen des Oesophagus und das Lumen des Mitteldarms (Taf. XXXVII, Fig. 21); doch schon auf den nächsten Schnitten (Fig. 22 und 23) vereinigen sich beide zu einer gemeinsamen Höhle. — Von den übrigen Veränderungen des Darmes ist die Theilung der Eiweisszellenmasse in zwei Partien die wichtigste. Sie erfolgt etwas vor dem Durchbruche der bleibenden Niere (Taf. XXXV, Fig. 31 *A*) und ist, wie ich glaube, die Folge der Verschiebung des kleinzelligen Theiles der Darmwand und der damit verbundenen theilweisen Vereinigung seiner dorsalen und ventralen Platte an der rechten Seite (Taf. XXXVII, Fig. 13). Die kleinere, hintere Partie der Eiweisszellen bildet aller Wahrscheinlichkeit nach die Begrenzung der von dem kleinzelligen Theile offen gelassenen Stelle an der rechten, die grössere, vordere Partie die Begrenzung der entsprechenden Stelle an der linken Seite.

Die Muskulatur des Darmcanals entsteht durchwegs aus Zellen des mittleren Keimblattes. Die kräftige Muskulatur der Mundmasse, sowie diejenige des Oesophagus und wahrscheinlich auch des Mitteldarmes, baut sich aus Zellen des vorderen Abschnittes beider Mesodermstreifen auf, die Muskulatur des Enddarmes dagegen aus Zellen des hinteren Abschnittes.

3) Entwicklung der bleibenden Niere. Wenn man durch das Hinterende eines Embryo, dessen Schalendrüse soeben nach der

Digitized by Google

linken Seite gerückt ist, eine Reihe von Schnitten führt, so sieht man, dass der Raum zwischen Ectoderm und Entoderm zu beiden Seiten des Enddarmes von zahlreichen grossen, indifferenten Mesodermzellen vollkommen erfüllt wird (Taf. XXXVI, Fig. 4 *m*). Wenn man dagegen durch das Hinterende eines, nur um etwas Weniges älteren Embryo Schnitte führt, so bemerkt man, dass die Mesodermzellen nunmehr zu beiden Seiten des Darmes aus einander gewichen sind und dass sich links eine Gruppe grosser Zellen zu einem rundlichen Häufchen angesammelt hat (Taf. XXXVI, Fig. 7 *R*). Schon daraus, dass diese Zellengruppe genau an derselben Stelle gelegen ist, welche unmittelbar vorher noch von Mesodermzellen erfüllt war, geht mit grosser Wahrscheinlichkeit hervor, dass auch sie dem Mesoderm ihren Ursprung verdanke. Diese Wahrscheinlichkeit wird zur Gewissheit, wenn wir die fraglichen Verhältnisse an Schnittserien untersuchen. Die Figuren 15—18, Taf. XXXVII, führen uns vier aufeinanderfolgende Schnitte einer solchen Serie vor Augen. Der Embryo, durch den diese Schnitte gelegt wurden, war zwar etwas älter, als der Embryo, dem der Schnitt von Fig. 7 entnommen ist, zeigte aber die Verhältnisse noch in wesentlich derselben Weise, wie jener. Er hatte im gehärteten Zustande eine Länge von nur 0,27 mm und die Zahl der Schnitte, die ich durch denselben geführt habe, betrug neunundzwanzig. Da nun die dünnsten Schnitte gerade das Hinterende trafen, so berechnet sich die durchschnittliche Dicke der abgebildeten Schnitte auf höchstens 0,009 mm. Die Schnitte sind also dünn genug, um beweisend zu sein. Nun sieht man an allen, dass das Ectoderm continuirlich in einfacher Schicht über die fragliche Zellengruppe hinwegstreicht, dass also, mit anderen Worten, weder von einer Verdickung noch von einer Einstülpung des Ectoderms die Rede sein kann.

Davon kann man sich überdies auch an Flächenpräparaten überzeugen. Man sieht an diesen, dass zur Zeit, als sich jene Zellengruppe zuerst bemerkbar macht, weder die Zahl, noch die Grösse der Ectodermzellen der linken Seite verschieden von jener der Gegenseite ist. Endlich spricht auch die Beschaffenheit der Zellen selbst für ihre Abstammung aus dem Mesoderm: es sind durchwegs grosse, grobkörnige, mit mächtigen runden Kernen und scharf contourirten Kernkörperchen versehene Elemente; auch die Menge ihres Protoplasmas ist viel beträchtlicher, als bei den Ectodermzellen. Es kann demnach keinem Zweifel unterliegen, dass unsere Zellen-

Digitized by Google

gruppe dem Mesoderm, und nicht dem Ectoderm, ihren Ursprung verdankt.

Diese Zellengruppe nun bildet die erste Anlage der bleibenden Niere. Mit den Urnieren hat dieselbe nicht das Geringste zu thun. Dies darf mit um so grösserer Sicherheit behauptet werden, als beide Urnieren noch lange nach der Bildung der bleibenden Niere, ja selbst noch nach der Bildung des Herzens in ihrer charakteristischen Lage und Gestalt erhalten bleiben (vergl. Taf. XXXIV und XXXV, Fig. 26, 31 und 32). Auch Schnitte lassen darüber keinen Zweifel zu; so sehen wir zum Beispiel in Fig. 7 auf Taf. XXXVI die Durchschnitte beider Urnieren und, weit davon entfernt, den Durchschnitt der bleibenden Niere. Ein ganz ähnliches Bild führt uns auch Fig. 14, Taf. XXXVII vor Augen.

Wir sehen also, dass die bleibende Niere zwar geradeso, wie die Urnieren, dem mittleren Keimblatte entstammt, dass sie aber mit ihnen in keinerlei genetischem Zusammenhange steht. Ein Verhalten, das gleichfalls beiden Gebilden gemeinsam zukommt und das in hohem Grade zum Nachdenken anregt, liegt darin, dass die Mesodermzellen, aus denen sie sich entwickeln, zur Zeit ihrer Bildung noch eine indifferente, neutrale Beschaffenheit besitzen und also gewissermassen noch den Zustand der ersten zwei Mesodermzellen bewahrt haben.

Die Zellengruppe, die die erste Anlage der bleibenden Niere darstellt, streckt sich alsbald in die Länge, höhlt sich aus und tritt mit der Haut in Verbindung. Sie bildet dann einen langgestreckten Schlauch, der am Hinterende des Körpers links vom Enddarm nach aussen mündet (Taf. XXXVII, Fig. 24 *R*). Wenn sich dann die Athemhöhle zu bilden beginnt, findet man sie an der linken Seite des Mantelrandes (Taf. XXXV, Fig. 31 *B*, *R*). Einige Zeit nach der Bildung des Herzens treten längs einer beschränkten Stelle des Schlauches in einigen Zellen Concremente auf, welche ganz das Aussehen der bekannten Concremente von Harnsäure und harnsauren Salzen in den Nierenzellen der erwachsenen Gastropoden besitzen und darauf hindeuten, dass unser Organ bereits in functionelle Thätigkeit zu treten beginnt. Das von solchen Concrementen freie Ende des Schlauches biegt in der Nähe des Herzens schlingenförmig um, wendet sich gegen den Herzbeutel und tritt, wie es scheint, mit der Höhle desselben in offene Communication (Taf. XXXV, Fig. 33 *R*). In diesem Abschnitte treten alsbald Flimmerhaare auf,

Digitized by Google

die sich in der Richtung vom Herzbeutel gegen den secernirenden Abschnitt der Niere bewegen.

Demnach haben wir an der Niere der reifen Embryonen drei Abschnitte zu unterscheiden: einen flimmernden, einen secernirenden und einen ausführenden (Taf. XXXV, Fig. 34 R_{I-III}). An ihrer Oberfläche wird die Niere von einem zarten Häutchen, der Tunica propria, überkleidet, in dem in grossen Abständen kleine, plattgedrückte Kerne zu sehen sind.

4) Entwicklung des Herzens. Das Herz bildet sich geraume Zeit nach der Entwicklung der bleibenden Niere unter der Schale im Grunde der Athemhöhle zwischen den beiden Eiweisszellenmassen in der Nähe des blinden Endes der bleibenden Niere (Taf. XXXV, Fig. 32 *A*, *H*). Seine erste Entstehung habe ich nicht verfolgt und bin daher auch nicht im Stande, in der Frage, ob dasselbe vor oder nach der Bildung des Herzbeutels entstehe, Stellung zu nehmen[1]). Darüber kann wohl kein Zweifel bestehen, dass das Herz aus Mesodermzellen seinen Ursprung nimmt, da man, wenn es aus dem Ectoderm oder Entoderm entstünde, doch wohl schon längere Zeit zuvor eine Verdickung oder Neubildung an der betreffenden Stelle dieser Keimblätter gewahren müsste.

Das Herz bestand schon in den jüngsten Stadien, in welchen ich mich von seiner Anwesenheit überzeugen konnte, aus zwei getrennten Abschnitten, von welchen der vordere, die Vorkammer, viel weniger muskulös, als der hintere, die Kammer, war. Die Muskelfasern des Herzens stellen sternförmige, reichverästelte Zellen dar, deren Kerne mit rundlichem Buckel über die Oberfläche vorspringen und deren Ausläufer mit einander in Verbindung treten und ein reich verzweigtes Fasernetz constituiren. Die Fasern selbst liegen in einer glashellen, hyalinen Grundsubstanz, die wohl zweifellos den Muskelzellen des Herzens selbst ihren Ursprung verdankt. Ein Endothel habe ich nicht wahrnehmen können. Die Bewegungen des Herzens erfolgen anfangs nur langsam und schüchtern, gleichsam probeweise, mit langen unregelmässigen Pausen und ohne bestimmten Rhythmus. Später werden sie etwas regelmässiger und folgen schneller auf einander. Die Zahl seiner Pulsationen beträgt bei erwachsenen Em-

[1]) Bütschli, l. c. pag. 228, und Ganin (»Beitrag zur Lehre von den embryonalen Blättern bei den Mollusken«, Warschauer Universitätsberichte 1873, referirt von Hoyer in Hofmann und Schwalbe »Jahresberichte über die Fortschritte der Anatomie und Physiologie« I. Bd. 1873) geben an, dass sich das Pericard früher bilde, als das Herz.

Digitized by Google

bryonen ungefähr neunzig in der Minute, doch ist ihr Rhythmus auch dann nicht annähernd mit dem zu vergleichen, den wir bei höheren Thieren zu finden gewohnt sind. Sehr häufig kommt es vor, dass die Kammer bei der Systole sich nicht vollständig contrahirt, sondern gewissermassen auf einem Zustande zwischen Systole und Diastole stehen bleibt und dass sie sich dann bei der Diastole auch nicht ganz erweitert, so dass sie also einige Zeit zwischen Systole und Diastole auf und nieder schwankt. Gegen das Ende der embryonalen Entwicklung, wenn sich der grosszellige Theil des Entoderms ganz hinter das Herz und die weite Athemhöhle zurückgezogen hat, ist das Herz mit seiner Längsaxe von rechts hinten nach links vorn gerichtet.

5) Endlich habe ich noch eines Organs zu gedenken, dessen Bedeutung mir völlig räthselhaft geblieben ist. Dasselbe tritt bald nach der Verschiebung der Schalendrüse auf, liegt in der Nackengegend und besteht aus einer beschränkten Anzahl grosser, gelblich gefärbter, körnchenreicher Zellen mit sehr grossen kugeligen Kernen und scharf contourirten Kernkörperchen. Wahrscheinlich stammen diese Zellen aus dem Mesoderm. Sie sind zu einer breiten zweilappigen Masse angeordnet und heften sich zuweilen mit einem Ende an die Haut an. Ich vermuthe, dass es dieselben Gebilde sind, welche Ray Lankester bei Limnaeus für die Anlage des oberen Schlundganglions und Fol für die Anlage von Bindegewebe gehalten haben (Fig. 26 *A*, 31 *A*, 32 *A*, 32 *B* und 33, ?) [1]).

Ueber die Entwicklung der Geschlechtsorgane besitze ich keine Beobachtungen; doch muss ich erwähnen, dass sich selbst gegen das Ende der embryonalen Entwicklung in der Umgebung des Enddarmes noch hinlänglich viele indifferente, körnchenreiche Mesodermzellen befinden, aus welchen die Zwitterdrüse ihren Ursprung nehmen könnte [2]).

Wir wollen nun zuerst die Beobachtungen anderer Forscher über die Entwicklung des Nervensystems, des Darmes und der bleibenden

[1]) Fol („Sur le développement des Gastéropodes pulmonés“ Compt. rend. 1875) sagt: „Un peu au-dessus des entonnoirs vibratiles du rein primitif, on voit un amas de cellules se détacher de l'ectoderme. Ces cellules, que M. E. Ray-Lankester a prises à tort pour l'origine des ganglions cérébroïdes chez le Lymnée, ne donnent en réalité naissance qu'à du tissu conjonctif.“ Demnach soll also ein Bindegewebe aus dem Ectoderm entstehen!

[2]) Fol's Angabe, dass bei den Pteropoden der Hode aus dem äusseren,

Digitized by Google

Niere mit unseren eigenen vergleichen und sodann die allmälige Entwicklung und Ausbildung der dysdipleuren Grundform der Gastropoden einer näheren Betrachtung unterziehen.

Was vor Allem die Entwicklung des Nervensystems betrifft, so gibt Fol[1]) an, dass das obere Schlundganglion bei Ancylus und Planorbis zur Zeit, als sich die Tentakeln zu bilden beginnen, an der vorderen Seite derselben durch eine einfache Ablösung (simple dédoublement) vom Ectoderm entstehe. Bei den Landpulmonaten dagegen soll seiner Bildung eine deutlich sichtbare Einstülpung vorausgehen. Das Fussganglion soll bei allen Pulmonaten durch Ablösung vom Ectoderm an den Seiten des Fusses entstehen. — In ähnlicher Weise, wie bei Ancylus und Planorbis, soll auch bei

---

das Ovarium aus dem inneren Keimblatte stamme, vermag einer eingehenderen Kritik nicht Stand zu halten. Ueber die Entwicklung des Hodens sagt Fol (l. c. p. 204 u. 205): »Chez les plus jeunes larves, le corps en question (Müller's »birnförmiger Körper«) est très-petit, globuleux, composé seulement d'une demi-douzaine de cellules et très-rapproché de l'anus. Ses connexions sont celles que nous venont de voir, seulement les filaments d'attache sont moins nombreux et beaucoup plus courts. Le filament que s'insère dans le voisinage de l'anus est beaucoup plus gros que les autres. Il est donc très-probable que ce corps provient de l'ectoderme, d'autant plus que l'on sait que les larves de beaucoup de Gastéropodes, celles des Gymnobranches en particulier, possèdent à côté de l'anus deux corps cellulaires provenant de proliférations de l'ectoderme. L'un de ces corps donne naissance au rein; l'autre ne peut guère être autre chose que l'origine du corps pyriforme.« Nun haben wir aber gesehen, dass die Niere aus dem Mesoderm entsteht und Fol's Hinweis auf ihre Entstehung aus dem Ectoderm erweist sich daher als hinfällig; andererseits spricht das Vorhandensein von Filamenten, welche vom »birnförmigen Körper« zum Ectoderm ziehen, sicherlich nicht für eine Entwicklung dieses Körpers aus dem Ectoderm, sondern könnte noch eher für eine Entwicklung aus dem Mesoderm in Anspruch genommen werden. Endlich glaube ich, dass eine Verdickung des Ectoderms nur an wirklichen Schnitten und Schnittserien, nie aber an optischen Schnitten mit Sicherheit erkannt werden kann. Was aber die Entwicklung des Ovariums durch Abspaltung von der Wand des Dottersackes (»sac nourricier«) betrifft, so erscheint dieselbe deshalb unwahrscheinlich, weil nach unseren bisherigen embryologischen Erfahrungen neue Organe stets aus indifferenten Anlagen oder aber aus solchen Organen entstehen, deren Function mit der Function des Organs, dem sie den Ursprung geben, im Allgemeinen übereinstimmt. Auch deuten alle neueren Untersuchungen darauf hin, dass die Bildung eines Organs durch »Abspaltung« von einem anderen durchaus nicht die weite Verbreitung besitzt, als man früher angenommen hat, und dass sie wahrscheinlich einzig und allein auf das Nervensystem beschränkt ist.

[1]) Fol (Pulmonaten pag. 526; Heteropoden pag. 31 und 32, Pteropoden pag. 151—154).

Digitized by Google

den Heteropoden die Entwicklung des Nervensystems erfolgen; auch hier soll das obere Schlundganglion aus einer Verdickung der oralen Hälfte des Velarfeldes mit darauf folgender Abspaltung seinen Ursprung nehmen; das Fussganglion soll gleichfalls aus dem Ectoderm an den Seiten des Fusses entstehen. — Bei den Pteropoden endlich soll das obere Schlundganglion zwar in ähnlicher Weise, wie bei den Heteropoden, aus einer verdickten, in der Nachbarschaft des Mundes, innerhalb des Velarfeldes gelegenen Stelle des Ectoderms hervorgehen, doch soll sich diese Stelle später vertiefen und von der vertieften Partie sollen rechts und links Einstülpungen ausgehen, die zur Bildung der beiden Ganglienknoten führen. Die Bildung des Fussganglions hat Fol nicht beobachtet; doch glaubt er, »aus der Analogie mit anderen Mollusken« schliessen zu dürfen, dass diese Ganglien aus dem — Mesoderm des Fusses entstehen.

Von diesen Angaben scheint uns diejenige die wichtigste zu sein, dass die erste Anlage des oberen Schlundganglions, die Scheitelplatte, bei den Heteropoden und Pteropoden ganz so, wie bei Planorbis, in der oralen Hälfte des Velarfeldes gelegen ist. Diese Stelle entspricht auch hier, wie Fol mit Recht betont, dem animalen Pole des Keimes. Auf die anderen Angaben Fol's dagegen dürfen wir schon deshalb kein allzu grosses Gewicht legen, weil es dieser Forscher versäumt hat, Schnitte durch die von ihm untersuchten Embryonen zu führen.

Was die Angaben Ray Lankester's[1]) betrifft, so wollen wir nur hervorheben, dass nach diesem Forscher das obere Schlundganglion bei Aplysia in ähnlicher Weise, wie bei den Pteropoden, Heteropoden und Pulmonaten aus einer Verdickung des Ectoderms innerhalb des vom Velum umsäumten Embryonalbezirkes seinen Ursprung nehmen soll.

Zu ganz eigenthümlichen Ergebnissen über die Entwicklung des Nervensystems der Gastropoden ist Bobretzky gelangt. Dies ist um so mehr zu bedauern, als Bobretzky der einzige Forscher ist, der ausser mir die Entwicklung der Gastropoden an Schnitten untersucht hat. Dieser Forscher glaubt nun gefunden zu haben, dass das Nervensystem bei Fusus aus dem Mesoderm seinen Ursprung nehme. Diese einzige Beobachtung, sowie eine Angabe Ussow's über die Entwicklung des Nervensystems der Cephalopoden, der übrigens eine Beobachtung des viel genaueren Fol gegenübersteht.

[1]) Ray Lankester, »Observ. on the developm. of the pond-snail« etc.

Digitized by Google

genügt Bobretzky, um zu dem allgemeinen Schlusse zu kommen, dass »bei den Mollusken die einzelnen Ganglien als ganz von einander abgesonderte Anhäufungen von Mesodermzellen« entstehen[1] und »dass die Mollusken (die Brachiopoden ausgeschlossen) eine scharf begrenzte Gruppe bilden, welche mit anderen Thiertypen nur die Gastrulaform gemeinsam hat«[2]. Die Angabe Fol's, dass das Nervensystem bei Sepiola aus dem Ectoderm entstehe, fertigt er ganz kurz mit den Worten ab, Fol's Zeichnung scheine ihm »keineswegs beweiskräftig« zu sein[3]. Glücklicherweise wird durch einen solchen Ausspruch eine Beobachtung nicht widerlegt.

Die Behauptung nun, dass bei Fusus das Nervensystem aus dem Mesoderm entstehe, stützt Bobretzky hauptsächlich auf seine Beobachtung, dass die Zellen des Fussganglions in der ersten Zeit eine grosse Aehnlichkeit mit den »jungen, nicht verlängerten Mesodermzellen« besitzen[4]. Dass einzelne Mesodermzellen sich mit einander vereinigen und die Ganglien bilden, hat Bobretzky nicht beobachtet. Vielmehr bildeten die Anlagen der Ganglien gleich anfangs einen kleinen »Zellenhaufen«. Nun weiss aber jeder Histologe, dass aus der bloss äusserlichen Aehnlichkeit zweier Gewebe kein Schluss auf eine gemeinsame Abstammung derselben gezogen werden darf. Jeder weiss, dass zum Beispiel die adenoide oder cytogene Bindesubstanz mit den darin eingelagerten Keimen weisser Blutkörperchen auf Schnitten nicht selten eine unverkennbare Aehnlichkeit mit vielzelligen Ganglienknoten zeigt; hier wie dort findet man zahlreiche Zellen mit grossen Kernen und ein reiches Netz von Fasern; und doch ist es bis heute noch keinem Histologen eingefallen, die adenoide Bindesubstanz oder etwa die Rindenfollikel der Lymphdrüsen als vorgeschobene Theile des Nervensystems zu bezeichnen.

Aber auch ganz abgesehen davon und ganz abgesehen von den schweren physiologischen Bedenken, die sich der Angabe Bobretzky's entgegenstellen und die ihn denn doch hätten bewegen sollen, der Sache mehr auf den Grund zu gehen, glaube ich aus meinen eigenen Beobachtungen den Schluss ziehen zu dürfen, dass Bobretzky's Angabe dem wahren Sachverhalte nicht entspricht. Ich nehme hierbei dasselbe Recht in Anspruch, das auch Bobretzky gebraucht, indem er unter Anderem die Angabe Ray Lankester's,

---

[1] Bobretzky, l. c. pag. 162. [2] l. c. pag. 163.
[3] l. c. pag. 162. [4] l. c. pag. 141.

Digitized by Google

dass bei Paludina vivipara der Gastrulamund in den After übergehe, bezweifelt. Mit Recht bemerkt Bobretzky: Wir haben »keinen Grund«, »in dem engen Kreise der Gastropoden eine so wichtige Abweichung in der Embryonalentwicklung wie die Umwandlung der Gastrulaöffnung entweder in den Mund oder in den After anzunehmen, ohne über allen Zweifel festgestellte Thatsachen zu besitzen« [1]. Ebensowenig Grund wird man aber auch haben, wegen der gegenüberstehenden negativen Befunde Bobretzky's meine positiven Ergebnisse an Planorbis zu bezweifeln.

Auch muss es höchst sonderbar erscheinen, dass Bobretzky bei seinen Untersuchungen auf die Entwicklung des oberen Schlundganglions gar keine Rücksicht genommen hat, und dass er seine Angaben ausschliesslich auf seine Befunde am unteren Schlundganglion stützt, obwohl es ihm doch wohl bekannt sein musste, dass nicht dieses, sondern jenes das älteste und allgemeinste nervöse Centrum der Bilaterien ist. Ueberdies lehrt schon ein flüchtiger Blick auf die Zeichnungen, welche Bobretzky's Angabe beweisen sollen, dass der Embryo, durch welchen die betreffenden Schnitte geführt wurden, das Stadium, in dem die erste Anlage des Nervensystems auftritt, schon längst überschritten hatte.

Aber selbst wenn Bobretzky's Angabe richtig wäre — was sie nicht sein kann —, würde noch immer der Schluss nicht gerechtfertigt erscheinen, dass die Mollusken »mit anderen Thiertypen nur die Gastrulaform gemeinsam« haben. Bobretzky selbst hat gefunden, dass sich das Mesoderm bei Astacus und Palaemon vom Mundrande der Gastrula entwickelt; nun hat er eine ganz ähnliche Entwicklung dieses Keimblattes bei Nassa constatirt. Dies hätte ihn denn doch, wie mir scheint, zu dem naheliegenden Schlusse führen sollen, dass die Mollusken, oder doch wenigstens die Gastropoden mit anderen Thieren nicht bloss die Bildung der Gastrula, sondern auch die Bildung des Mesoderms gemeinsam haben. —

Wir wollen nun untersuchen, ob und inwiefern es möglich ist, die Thatsache, dass die erste Anlage der Scheitelplatte schon in jenem frühen Stadium, welches man bisher allgemein als Gastrula bezeichnet hat, zur Entwicklung gelangt, phylogenetisch zu erklären. Dabei werden wir noch eine ganze Reihe anderer Fragen mit in Betracht zu ziehen haben. Wir werden uns fragen müssen, wie es denn komme, dass die erste Anlage der Scheitelplatte aus den Zel-

[1] l. c. pag. 157.

Digitized by Google

len des animalen Poles des gefurchten Keimes entsteht; wir werden uns die Fragen vorlegen müssen, warum die Blastosphaera der Bilaterien bereits eine strenge bilaterale Symmetrie zeigt, warum das Mesoderm schon vor der Einstülpung des Entodermzellenfeldes zur Entwicklung kommt und warum endlich die Richtung, in der diese Einstülpung erfolgt, eine ganz genau nach den Axen des Embryo bestimmte ist. Alle diese Fragen lassen sich leicht beantworten, wenn wir die Ansicht fallen lassen, dass eine einaxige, radiär gebaute Gastraea den gemeinsamen Ausgangspunkt für alle Bilaterien gebildet habe.

Denken wir uns nun eine einschichtige, vollkommen gleichmässig gebaute Blastaea, deren Zellen mit kurzen pseudopodienähnlichen Flimmerhaaren ausgestattet waren, durch deren schwingende Bewegung sich das Thierchen im Wasser umhertrieb. Das Ganze soll eine Art Amoebengemeinde vorgestellt haben, deren einzelne Glieder gleiche Fähigkeiten und gleiche Bedürfnisse besessen haben. Es soll also jede Zelle unserer Blastaea im Stande gewesen sein, Nahrung von aussen aufzunehmen und zu assimiliren und, sobald sie aus dem Verbande, dem sie angehörte, getreten war, durch wiederholte Theilung einem neuen Organismus, einer neuen Blastaea, den Ursprung zu geben. Die Bewegung unserer Blastaea soll völlig richtungslos gewesen sein.

Eine Weiterentwicklung eines so einfachen Organismus konnte offenbar nur dann erfolgen, wenn dem wichtigsten seiner Bedürfnisse, dem Bedürfniss nach Nahrung, in irgend einer Weise Vorschub geleistet wurde. Dies war aber wieder nur dann möglich, wenn die Richtung, in der sich die Blastaea bewegte, fortan zu einer bestimmten wurde; denn dann konnte sie jedesmal, wenn sie der Hunger plagte, viel rascher und sicherer zu frischer Nahrung gelangen, als wenn sie unstet und unsicher bald hierhin bald dorthin steuerte.

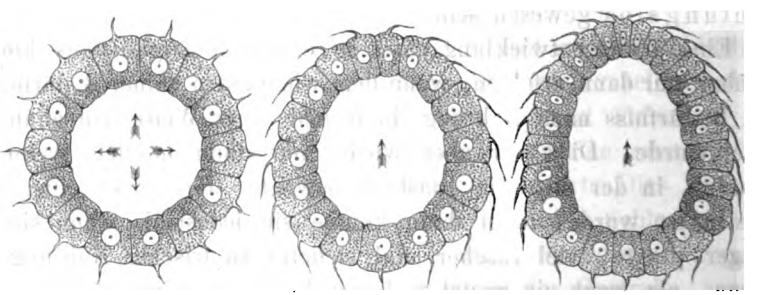
Die nächste Folge dieser Veränderung in der Lebensweise wird eine polare Differenzirung gewesen sein. Diejenigen Zellen der Blastaea, welche beim Schwimmen nach vorn gerichtet waren und daher mit den Gegenständen, gegen welche die Bewegung erfolgte, zuerst in Berührung kamen, werden vorzugsweise die Charaktere von Ectodermzellen, die anderen vorzugsweise jene von Entodermzellen zur Ausbildung gebracht haben. Es wird also damit eine Arbeitstheilung der Blastaeazellen eingeleitet worden sein: die Empfindung und Bewegung werden fortan hauptsächlich von den

Digitized by Google

Zellen der vorderen, die Ernährung hauptsächlich von jenen der hinteren Hälfte besorgt worden sein. Wenn wir daher die Zellen einer solchen Blastaea in Gedanken von vorn nach hinten verfolgen, so werden wir finden, dass die Zellen, welche dem animalen Pole am nächsten gelegen waren, die Charaktere der Ectodermzellen am reinsten ausgeprägt zeigen mussten, dass dann weiter nach hinten diese Charaktere immer undeutlicher werden und sodann ganz indifferente Zellen folgen mussten; bis schliesslich, sowie man sich dem vegetativen Pole näherte, immer mehr und mehr die Charaktere der Entodermzellen in den Vordergrund traten. Demnach wird an einer solchen Blastaea auch eine Zone von unbestimmten oder indifferenten Zellen existirt haben, von Zellen also, die noch in gleicher Weise die Charaktere von Ectoderm- und Entodermzellen in sich vereinigten und die daher auch in erster Linie befähigt waren, einem neuen Organismus, ähnlich dem, dem sie selbst angehörten, den Ursprung zu geben.

Die folgenden drei Figuren sollen die besprochenen Verhältnisse in grobschematischer Weise vor Augen führen. Die Pfeile bedeuten die Bewegungsrichtung.

Fig. 3.



Dass nun wirklich die Bewegung der polar-differenzirten Blastaea in einer bestimmten Richtung erfolgte, geht aus zahlreichen Beobachtungen mit grosser Wahrscheinlichkeit hervor. Wir finden nämlich, dass sich noch heute zahlreiche Larvenformen, welche jene phylogenetische Stammform wiederholen, in ähnlicher Weise, wie — unserer Annahme nach — jene Blastaea, bewegen Schon v. Siebold hat darauf hingewiesen, dass die Art und Weise, in der sich die jungen Larven von Aurelia bewegen, eine ganz bestimmte und regelmässige

Digitized by Google

sei; und diese Beobachtung ist in jüngster Zeit von CLAUS[1]) auf das Vollste bestätigt worden. Auch hat der letztgenannte Forscher gefunden, dass die Blastula von Chrysaora, ganz ähnlich, wie jene von Aurelia, beim Schwimmen stets das eine Ende ihres polardifferenzirten Körpers nach vorn kehre. Desgleichen zeigen nach OSCAR SCHMIDT[2]) die Blastosphaeren zahlreicher Spongien, wie Sycandra raphanus und glabra, Esperia, Amorphina, Reniera und Ascetta, neben polarer Differenzirung eine ganz bestimmte Bewegung, wobei sie — was für uns von Wichtigkeit ist — durchwegs den Ectodermpol nach vorn kehren und den Entodermpol nachschleppen. Aehnliche Beobachtungen haben F. E. SCHULZE[3]) an den Blastosphaeren von Halisarca und BARROIS[4]) an jenen von Verongia und anderen Schwämmen angestellt. Endlich hat auch METSCHNIKOFF[5]) bei mehreren Acalephenlarven Aehnliches gefunden.

Was die Bilaterien betrifft, so kann es wohl kaum mehr zweifelhaft sein, dass bei allen bereits die Blastophaera eine polare Differenzirung aufweist. Ueber die Bewegungsrichtung derselben wird aber um so weniger etwas Sicheres zu erfahren sein, als wohl nur in wenigen Fällen schon die Blastosphaera mit einem Flimmerkleide versehen ist und wahrscheinlich nur in Ausnahmsfällen die Larven schon in diesem Stadium das Ei verlassen. Doch muss darauf hingewiesen werden, dass nach einer Zeichnung METSCHNIKOFF's[6]) schon die ganz jungen Astropectenlarven eine ganz bestimmte Bewegung zeigen und dabei den Ectodermpol nach vorn kehren.

Wie kommt es aber — so werden wir uns weiter fragen müssen —, dass die Blastosphaeren der Bilaterien einen bi-

---

[1]) CARL CLAUS, »Studien über Polypen und Quallen der Adria, I. Acalephen (Discomedusen).« Denkschriften der mathemat.-naturw. Classe der kais. Akad. d. Wiss. zu Wien, XXXVIII. Bd. 1877. v. SIEBOLD ist nach CLAUS citirt.

[2]) OSCAR SCHMIDT, »Zur Orientirung über die Entwicklung der Spongien.« Z. f. w. Z. 1875. XXV. Bd., Suppl. Derselbe, »Das Larvenstadium von Ascetta primordialis und Ascetta clathrus.« Arch. f. mikr. Anat. XIV. Bd. 1877.

[3]) FRANZ EILHARD SCHULZE, »Untersuchungen über den Bau und die Entwicklung der Spongien. Zweite Mitth. Die Gattung Halisarca.« Z. f. w. Z. XXVIII. Bd. 1877.

[4]) BARROIS ist an dieser Stelle, sowie später citirt nach FR. E. SCHULZE, »Untersuchungen über den Bau und die Entwicklung der Spongien. Vierte Mittheilung. Die Familie der Aplysinidae.« Z. f. w. Z. XXX. Bd. 1878.

[5]) ELIAS METSCHNIKOFF, »Studien über die Entwicklung der Medusen und Siphonophoren.« Z. f. w. Z. XXIV. Bd 1874.

[6]) METSCHNIKOFF, l. c. pag. 73, Fig. 1.

Digitized by Google

lateralen, die Blastosphaeren der Coelenteraten dagegen einen radiären Bau zeigen?

Darauf geben uns die Beobachtungen v. Siebold's, Claus', Oscar Schmidt's, F. E. Schulze's und Barrois' eine sehr willkommene Antwort. Alle diese Forscher stimmen nämlich darin überein, dass die Blastosphaeren der Coelenteraten bei ihrer Bewegung ununterbrochen um ihre Hauptaxe rotiren, so dass jeder Punkt ihrer Körperoberfläche mit Ausnahme der beiden Pole während der Vorwärtsbewegung eine Spirale beschreibt.

Wir nehmen nun an, dass die Bewegung der ersten polar-differenzirten Blastaea in derselben oder in ähnlicher Weise erfolgt sei, wie sie noch heute während der individuellen Entwicklung jener Thiere erfolgt, und wir nehmen ferner an, dass auch die Blastaea, welche den Ausgangspunkt für alle Coelenteraten gebildet hat, diese rotirende Bewegung beibehalten habe. Daraus erklärt sich uns nun nicht allein der radiäre Bau der Blastosphaeren der Coelenteraten, sondern auch der radiäre Bau der Coelenteraten überhaupt.

Um dagegen den seitlich-symmetrischen Bau der Blastosphaeren der Bilaterien, sowie den dipleuren Bau der Bilaterien überhaupt erklären zu können, müssen wir annehmen, dass die Blastaea, welche dieser grossen Thiergruppe den Ursprung gegeben hat, die rotirende Bewegung aufgegeben habe, so dass also bei ihrer Bewegung jeder Punkt ihres Körpers keine Spirale, sondern eine gerade Linie beschrieben habe. Es setzt diese Art der Bewegung offenbar ein gewisses Gleichgewicht des Körpers, eine bilateral-symmetrische Vertheilung und Anordnung seiner Theile voraus und erklärt uns demnach in einfacher und ungezwungener Weise die bilaterale oder dipleure Grundform des Bilaterienkörpers.

Wir wollen die erste Art der Bewegung, die Bewegung der Blastaea radialis, bei welcher jeder Punkt des Körpers eine Spirale beschrieb, als spiralige, die zweite Art dagegen, diejenige der Blastaea bilateralis, bei welcher jeder Punkt des Körpers eine gerade Linie beschrieb, als lineare Bewegung bezeichnen.

Nun erklärt sich uns aber auch noch eine ganze Reihe anderer Thatsachen.

Vor Allem werden wir erwarten, dass sich die Zone indifferenter Zellen, deren wir oben Erwähnung gethan haben, nur an den Blastosphaeren der Coelenteraten in ihrer ursprünglichen ringförmigen Gestalt erhalten habe, dass dagegen die Blastosphaeren der Bilaterien eine seitlich-symmetrische Vertheilung und Anordnung dieser Zellen

Digitized by Google

zeigen werden. Und diese Erwartung finden wir auch in der That aufs Vollste bestätigt. Schon METSCHNIKOFF [1]) hat an der Blastosphaera von Sycon ciliatum (Sycandra raphanus) an der Grenze zwischen ectodermaler und entodermaler Hälfte einen Kranz grosser Zellen gefunden, von denen er angibt, dass sie, während die anderen »kugeligen Zellen des Hintertheiles« zu einer compacten Masse verschmelzen, »ihre Integrität noch längere Zeit bewahren«. Denselben Kranz grosser, körnchenreicher Zellen hat vor Kurzem F. E. SCHULZE [2]) an denselben Larven wiedergefunden. Während aber beide Forscher über das Schicksal dieser Zellen nicht ins Klare kommen konnten, gibt BARROIS an, an der Blastosphaera von Verongia rosea, einer Aplysinide, an der Grenze zwischen Ectoderm und Entoderm eine Zone von Zellen gefunden zu haben, welche sich durch ihre langen Flimmerhaare auszeichneten und welche wahrscheinlich den »Mutterboden des künftigen Mesoderms« darstellten. Nun ist es aber bekannt, dass F. E. SCHULZE die Geschlechtsproducte der Spongien aus dem Mesoderm herleitet, und wir hätten also, wenn sich die Beobachtungen BARROIS' bestätigen sollten, einen directen Beweis für die Richtigkeit unserer Ansicht gewonnen.

Ob das »Mesoderm« der Polypen, Hydromedusen und Ctenophoren mit der gleichnamigen Gewebsformation der Spongien verglichen werden dürfe, ist trotz zahlreicher neuerer Untersuchungen noch immer sehr fraglich. Wenn wirklich, wie BARROIS angibt, das Mesoderm bei Verongia unabhängig von den beiden anderen Keimblättern entsteht, so wird natürlich von einer Homologie des Mesoderms der Spongien mit dem der drei erstgenannten Coelenteratengruppen keine Rede sein können. Bei den Hydromedusen und wohl auch bei den Polypen und Ctenophoren treten, wie es scheint, unsere hypothetischen indifferenten Geschlechtszellen niemals aus der Reihe der anderen Zellen ins Innere der Furchungshöhle und bleiben daher auch nach erfolgter Einstülpung der Blastophaera einem der beiden primären Keimblätter einverleibt. Jedenfalls ist es verfehlt, die Mesodermverhältnisse der Medusen oder Hydroiden zum Ausgangspunkte für die Betrachtung der Mesodermverhältnisse der Bilaterien zu machen, wie dies kürzlich von OSCAR und RICHARD HERTWIG geschehen ist. Auch liegen meiner Ansicht nach unsere Kenntnisse über die Bildung des Mesoderms der Bilaterien bei Weitem nicht so sehr im Argen, als diese beiden Forscher meinen (vergl. O. u. R. HERTWIG, »Der Organismus der Medusen und seine Stellung zur Keimblättertheorie«, Jena, 1878). RAY LANKESTER's »Precoccious segregation«, zur Beseitigung der wirklichen oder vermeintlichen Unklarheiten

---

[1]) EL. METSCHNIKOFF, »Zur Entwicklungsgeschichte der Kalkschwämme.« Z. f. w. Z. XXIV. Bd. 1874. pag. 2 u. 3, Taf. I, Fig. 6, 8 u. 9.)

[2]) FR. E. SCHULZE, »Unters. über den Bau und die Entwicklung der Spongien. Fünfte Mittheilung. Die Metamorphose von Sycandra raphanus.« Z. f. w. Z. XXXI. Bd. 1878.

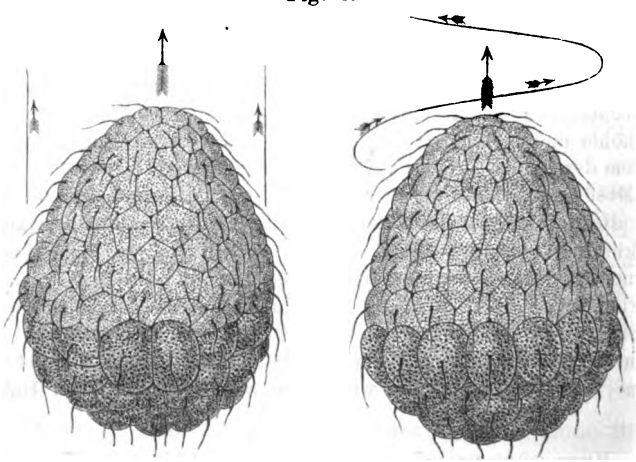
Digitized by Google

verwenden zu wollen, kann die Unklarheit nur noch vergrössern (vergl. Ray Lankester, »Notes on Embryology and Classification«, Quart. Journal. XVII. N. S.).

Bei den Bilaterien finden wir die indifferenten Zellen, ganz wie wir erwarten müssen, zu beiden Seiten der Medianebene an der Uebergangsstelle von Ectoderm und Entoderm symmetrisch vertheilt. In den einfachsten Fällen, wie bei Planorbis, Unio, Pedicellina, Lumbricus, Criodrilus etc., ist ihre Zahl eine sehr beschränkte, in complicirteren Fällen dagegen, in welchen auch die Zahl der Zellen der »primären« Keimblätter eine grössere ist, wie bei den Crustaceen, Insecten und Wirbelthieren, ist ihre Zahl etwas bedeutender. In beiden Fällen geben sie dem Mesoderm den Ursprung und aus diesem gehen, wie die Beobachtungen über die Entwicklung der Wirbelthiere, Bryozoen und Anneliden lehren, ausser den Geweben der Muskulatur, der Bindesubstanzen, der Nieren und der Endothelien auch noch die Geschlechtsproducte hervor. Diese sind also in letzter Instanz auf die grossen indifferenten Zellen der Blastosphaera, auf die ersten Mesodermzellen, zurückzuführen.

Demnach können wir die Blastaea radialis, die Stammform der Coelenteraten, charakterisiren als einen einschichtigen, polar-differenzirten Organismus mit radiärem Bau und spiraliger Bewegung; die Blastaea

Fig. 4.



bilateralis dagegen als einen einschichtigen, polar-differenzirten Organismus mit bilateralem Bau und linearer Bewegung.

Digitized by Google

Dass wirklich die Einstülpung der Blastaea, welche zu einer Vergrösserung der verdauenden Oberfläche führte, erst nach der Trennung der Coelenteraten und Bilaterien erfolgte, geht erstens daraus hervor, dass die Blastosphaera der Bilaterien schon vor der Einstülpung des Entodermzellenfeldes einen bilateralen Bau zeigt und zweitens daraus, dass diese Einstülpung immer in der Richtung einer Axe, und zwar wohl meistens in der Richtung der Längs- oder Sagittalaxe, erfolgt.

Endlich erklärt sich uns aber auch noch eine andere auffallende Erscheinung in der Embryonalentwicklung der Bilaterien: das frühzeitige Auftreten der Scheitelplatte und die Entwicklung derselben aus den Zellen des animalen Poles. Wenn unsere Ansicht richtig ist, wenn also wirklich bei der Bewegung der Blastaea der animale Pol nach vorn gerichtet war, so werden die Zellen dieses Poles nothwendigerweise mit den Gegenständen, gegen welche sich die Blastaea bewegte, früher in Berührung gekommen sein und von ihnen intensivere Reize empfangen haben, als alle übrigen. Sie werden daher auch eine grössere Empfindlichkeit für diese Reize erworben haben und im Laufe der Zeit durch allmälige Ausbildung des von ihnen erworbenen Charakters zu echten nervösen Elementen, zu Sinneszellen, geworden sein. Auf diese Weise wird es schliesslich zur Entwicklung einer besonderen Sinnesplatte gekommen sein, welche als allgemeines Relations- oder Beziehungsorgan die Verhältnisse des Organismus zur Aussenwelt festzustellen hatte[1]). — Auf eine Darlegung der weiteren Entwicklung dieses Organs will ich mich hier nicht näher einlassen, sondern will nur bemerken, dass dasselbe bei den wirbellosen Bilaterien zur Bildung des oberen Schlundganglions, bei den Wirbelthieren zur Entwicklung des gesammten Centralnervensystems führte.

Wir sehen also, dass durch unsere Annahme eine ganze Reihe von bisher theils wenig beachteten, theils völlig unverstandenen

[1]) Fol bemerkt in seiner vorläufigen Mittheilung über die Entwicklung der Heteropoden (Compt. rend. 1875): »Il me serait facile de fonder sur cette curieuse observation (Entw. des oberen Schlundganglions aus den Zellen des animalen Poles) une théorie de la neuraea pour faire suite à la gastraea de M. Haeckel. La neurula serait une gastrula, qui posséderait, au pôle opposé à celui qu'occupe l'ouverture d'invagination primitive, des cellules destinées à devenir le système nerveux central et les yeux.« Fol hat seine Ansicht nie näher auseinandergesetzt; doch beweist seine Annahme, dass die »Neuraea« schon Augen besessen habe, zur Genüge, dass seine Ansicht doch beträchtlich von der von mir entwickelten abweicht.

Digitized by Google

Thatsachen ihre Erklärung findet. Diese Thatsachen sind: 1) die spiralige Bewegung der Blastosphaeren der Coelenteraten; 2) das Vorkommen einer Zone grosser indifferenter Zellen an den Blastosphaeren der Spongien; 3) die seitliche Symmetrie der Blastosphaeren der Bilaterien; 4) die seitlich-symmetrische Anordnung der ersten Mesodermzellen; 5) die Uebereinstimmung der Richtung, in der die Einstülpung erfolgt, mit einer Körperaxe; und 6) das frühzeitige Auftreten der Scheitelplatte und die Entwicklung derselben aus den Zellen des animalen Poles.

Mag man nun die von uns aufgestellte Ansicht als Theorie oder als Hypothese oder auch nur als heuristisches Princip gelten lassen, — man wird ihr eine gewisse Berechtigung nicht streitig machen können. Vor der Gastraeatheorie bietet sie, wie mir scheint, den Vortheil, dass sie einerseits eine viel grössere und umfassendere Gruppe von Erscheinungen erklärt und andererseits den physiologischen Principien der Entwicklung besser entspricht, als diese. Gibt uns doch die Gastraeatheorie nicht einmal auf die Frage, warum die Einstülpung der Blastosphaera stets nur an einer einzigen und noch dazu an einer ganz bestimmten Stelle der Oberfläche erfolgt, eine befriedigende Antwort.

Aber so sehr ich auch überzeugt bin, dass die Gastraeatheorie in ihrer heutigen Fassung nicht durchführbar ist, so thöricht und ungerecht wäre es, wenn ich die Bedeutung, welche diese Theorie besitzt und besessen hat, auch nur einen Augenblick in Zweifel ziehen wollte. Brauchen wir ja doch nur in den Arbeiten der letzten zehn oder fünfzehn Jahre zu blättern, um uns zu überzeugen, dass die meisten genauen Angaben über die Bildung der Keimblätter erst aus der Zeit nach dem Erscheinen der Gastraeatheorie stammen. Früher gab man sich gewöhnlich zufrieden, wenn man über die ersten Entwicklungsvorgänge einfach sagen konnte: »Nach der Furchung bildet sich eine allseitige Keimschicht, aus der sich nach und nach die Organe des Embryo hervorbilden«; oder — wie dies noch heute in einem Lehrbuche zu lesen ist —: »Nachdem der Dotter die Maulbeerform angenommen hat, bildet sich ein allseitig bewimperter Embryo«. Heute würde sich ein Embryologe, der mit solchen oder ähnlichen Phrasen hervorträte, dem allgemeinen Spotte nicht entziehen können. Auch wird es Niemand leugnen können, dass uns erst durch die Gastraeatheorie die erfreuliche Aussicht eröffnet wurde, dass es uns bei strenger und consequenter Durchführung und Anwendung der phylogenetischen Methode gelingen werde, ein

Digitized by Google

causales Verständniss selbst der frühesten Entwicklungsvorgänge zu erlangen.

Ueberdies stimmt unsere Ansicht in mehr als einem Punkte mit der Gastraeatheorie überein. Beide betonen die monophyletische Abstammung aller Metazoen, beide heben die Differenzirung von ursprünglich indifferenten Elementen in zwei differente Gewebe hervor, beide endlich sind bestrebt, aus der individuellen Entwicklung der Thiere einen Schluss auf ihre Stammesgeschichte zu ziehen. — Ich selbst bin aus der Jenenser Schule hervorgegangen und schätze mich glücklich, einen Lehrer, wie HAECKEL, gehabt zu haben; aber ich würde es für einen Mangel an Muth und Ueberzeugungstreue halten, wenn ich meine Ansichten, selbst wenn sie denen meines Lehrers zuwiderliefen, nicht offen zum Ausdrucke brächte.

Doch kehren wir nun wieder zur Betrachtung der Gastropoden-Entwicklung zurück!

Was die Bildung des Darmcanals betrifft, so stimmen alle Beobachter darin überein, dass das Epithel des Vorderdarmes aus dem äusseren, das des Mittel- und Enddarmes aus dem inneren Keimblatte seinen Ursprung nehme; nur das äusserste Ende des Darmes, der After, wird wieder von Ectodermzellen begrenzt. Die Grenze, bis zu welcher vorn das Ectoderm die Auskleidung des Darmes besorgt, konnten wir an Planorbis wegen der Aehnlichkeit der Ectodermzellen mit den kurzprismatischen Elementen des Entoderms nicht mit Sicherheit bestimmen; ebenso wenig ist dies nach FOL bei Firoloides möglich. Wir werden uns daher bei solchen Schnecken umzusehen haben, bei welchen entweder, wie bei Pterotrachaea, die Elemente der beiden primären Keimblätter sich leicht von einander unterscheiden lassen, oder bei welchen, wie bei Natica und Paludina vivipara, die primäre Einstülpungsöffnung sich vollkommen schliesst und an ihrer Stelle eine secundäre Einstülpung entsteht. Nun stimmen alle Beobachter darin überein, dass bei allen diesen Schnecken der ganze Oesophagus sein Epithel vom Ectoderm bezieht und wir haben daher auch keinen Grund, daran zu zweifeln, dass auch bei Planorbis das ganze Epithel des Oesophagus dem äusseren Keimblatte entstamme. — Der Mittel- und Enddarm verlaufen bei allen Gastropoden anfangs genau in der Medianlinie des Körpers nach hinten; später rückt der Enddarm und mit ihm natürlich auch der After, wenn dieser schon gebildet ist, nach der einen oder nach der anderen Seite. Gewöhnlich (und dies ist selbst bei

Digitized by Google

dem linksgewundenen Planorbis der Fall) kommt der After an die rechte Seite des Mantelrandes zu liegen und nur in seltenen Fällen, wie bei Cavolinia, Hyalocylis und anderen Pteropoden, rückt er nach der entgegengesetzten Seite desselben.

Das Epithel des Mitteldarmes besteht bei vielen in ähnlicher Weise, wie bei Planorbis, aus mehreren histologisch differenten Elementen. Namentlich verdienen in dieser Beziehung die Beobachtungen Bobretzky's über die Entwicklung der Prosobranchier hervorgehoben zu werden. Ganz wie bei Planorbis wird auch bei Natica und Fusus die Höhle des Mitteldarmes an der Bauchseite von kleinen, prismatischen, an der Rückenseite von grossen, mehr polygonalen Zellen begrenzt; bei Nassa werden diese grossen Zellen von dem mächtigen Nahrungsdotter ersetzt, der selbst wieder ursprünglich einigen grossen Entodermzellen angehörte. Ueber die Bedeutung der Eiweisszellen, welche sich bei Fusus sehr schön ausgeprägt vorfinden, sowie über die Art der Eiweissaufnahme selbst, ist Bobretzky nicht ins Klare gekommen. Er hält es für wahrscheinlich, dass »die sich in den Magenzellen ablagernde Substanz auf Kosten des Magendotters ihren Ursprung nimmt«, und vergleicht die Zellen selbst mit den sogenannten Dotterpyramiden des Flusskrebses. Demnach fällt er in den alten Irrthum, das Eiweiss dieser Zellen für Fett zu halten. Viel klarer ist sich Fol über diesen Gegenstand geworden. Er bemerkt ganz richtig, dass die abgelagerte Substanz eine eiweissartige Masse sei und dem Embryo nach dem Ausschlüpfen als eine Art Reservenahrung (un dépôt de nourriture) diene. Er nennt sie Deutolecith und gibt an, dass sie bei Behandlung mit Carmin ungefärbt bleibe und dem von aussen in den Darm gelangten Eiweiss den Ursprung verdanke. Von besonderer Wichtigkeit erscheint uns seine Beobachtung, dass die Kerne der Eiweisszellen bei den Heteropoden ganz so, wie bei Planorbis, in der Nähe der dem Lumen des Darmes zugekehrten Zellenenden gelegen sind, woraus hervorgeht, dass auch hier die Eiweissaufnahme in der Nähe der Kerne erfolgt[1]). Bobretzky dagegen zeichnet die Kerne bald in unmittelbarer Nähe der Darmhöhle, bald derselben ganz abgekehrt, bald auch an zwanzig und mehr Zellen eines Schnittes gar nicht[2]).

---

[1]) Fol, Heteropoden pag. 24—29.

[2]) Vergl. namentlich l. c. Taf. XII, Fig. 84. Taf. XIII, Fig. 87, 88, 89, 91.

Digitized by Google

Hinsichtlich der Entwicklung der bleibenden Niere stimmen alle neueren Beobachter in sehr auffallender Weise mit einander überein. Noch auffallender ist es aber, dass keiner von ihnen das Richtige getroffen hat. Alle leiten nämlich die Niere aus dem Ectoderm ab und behaupten, dass sie durch eine Einstülpung des Mantelrandes ihren Ursprung nehme. Auch ich war früher in diesen Irrthum verfallen und in der That bin ich auch diesmal wieder nahe genug daran gewesen, den alten Irrthum zu wiederholen. Als ich aber dann die Sache an Schnitten untersuchte, überzeugte ich mich bald, dass die Niere schon viel früher entsteht, als ich anfangs angenommen hatte und dass sie ursprünglich mit dem Ectoderm in keinerlei Zusammenhange steht. Demnach erklärt sich der Irrthum der früheren Forscher ganz einfach durch die Annahme, dass sie alle die erste Anlage der bleibenden Niere in einem viel zu späten Stadium, nämlich erst nach der Bildung der Athemhöhle, gesucht haben, während dieselbe in Wahrheit schon gleich nach der Verschiebung der Schalendrüse entsteht. Immerhin muss es sonderbar erscheinen, dass auch Bobretzky, der doch die Entwicklung gleichfalls an Schnitten studirt hat, in diesen »den Forderungen einiger Theoretiker so entsprechenden« Irrthum verfallen ist.

Wir wollen nun die Frage in Betracht ziehen, ob es möglich sei, eine physiologische Erklärung der Entwicklung der Niere — oder der Nieren überhaupt — aus dem mittleren Keimblatte zu geben.

Wir wissen durch neuere Untersuchungen über die Entwicklung der Anneliden, dass sich bei manchen Würmerlarven, wie zum Beispiel bei jenen des Polygordius, die vordersten Mesodermzellen zu Muskelfasern differenziren, während, unmittelbar daran anstossend, die ersten Segmentalorgane, die »Kopfnieren«, entstehen. Dadurch werden wir auf die Vermuthung geführt, dass beide Organe vielleicht in irgend einem genetischen oder physiologischen Zusammenhang stehen. Nun wissen wir, dass bei jeder Muskelcontraction zunächst nur Kohlehydrate, Glycogen und Inosit, verbraucht werden und dass das Product, die Milchsäure, nur in verhältnissmässig geringer Menge im Harne erscheint. Wir wissen aber auch, dass ein Arbeiter, der viel arbeitet und seine Muskulatur fleissig in Thätigkeit erhält, mehr Eiweisskörper in der Nahrung zu sich nehmen muss, als ein Arbeiter, der wenig arbeitet. Auch ist es bekannt, dass nach grossen Anstrengungen, wie nach forcirten Märschen, die stickstoffhaltigen Bestandtheile des Harnes beträchtlich vermehrt erscheinen

Digitized by Google

und dass diese Vermehrung auf einen bedeutenderen Zerfall von Eiweisskörpern hinweist. Es muss uns daher sehr wahrscheinlich erscheinen, dass bei jeder Muskelcontraction nicht bloss Kohlehydrate, sondern auch Eiweisskörper, wenn auch vielleicht nur in zweiter Linie, verbraucht werden und dass die Verbrauchsproducte, Harnstoff, Harnsäure u. s. w., von den Nieren ausgeschieden werden.

Wenn wir nun annehmen, dass sich bei den Vorfahren der Bilaterien in ähnlicher Weise, wie noch heute während der Ontogenese mancher Würmer, die vordersten Mesodermzellen zu Muskelfasern differenzirten, so sehen wir leicht ein, dass die unmittelbar dahinter gelegenen Mesodermzellen sich mit den Producten der Muskelcontraction, sowie überhaupt mit den unnützen Producten des Stoffwechsels, mit einem Worte mit den Harnbestandtheilen, imprägniren oder imbibiren mussten. Hier werden sich die Harnbestandtheile vielleicht in Vacuolen angesammelt haben, die Vacuolen benachbarter Zellen werden mit einander zusammengeflossen sein und auf diese Weise wird es zur Bildung eines längeren oder kürzeren Canales gekommen sein, dessen Wand, wie noch heute bei den Urnieren, aus einer einfachen Reihe auf einander folgender Zellen zusammengesetzt war. Wo dieser Canal am dichtesten an die Haut herantrat, werden wahrscheinlich die Ectodermzellen selbst mit Harnbestandtheilen imprägnirt worden sein, vielleicht werden sich auch hier Vacuolen gebildet haben und schliesslich wird es — vielleicht in Folge eines Durchbruches der Vacuolen — zur Etablirung einer Oeffnung gekommen sein, durch welche der im Canal enthaltene Harn frei nach aussen abfliessen konnte.

Ich will nicht behaupten, dass dieser Gedankengang der einzig mögliche und richtige sei, aber jedenfalls scheint er mir einiges Licht auf die Entwicklung der Nieren aus dem mittleren Keimblatte zu werfen. — Die völlig getrennte und unabhängige Entstehung der Urnieren und der bleibenden Niere, der (wenigstens bei den Limnaeiden) vollkommen verschiedene Bau der beiden Organe und die Thatsache, dass die bleibende Niere erst nach dem Auftreten der heteropleuren Körperform und überdies nur an einer Seite des Körpers zur Entwicklung kommt, beweisen wohl zur Genüge, dass die bleibende Niere der Gastropoden kein ursprüngliches, von den Würmern ererbtes, sondern ein von ihnen selbst im Anschlusse an die heteropleure Körperform erworbenes Organ ist. Dagegen werden wir, wie schon oben ausein-

Digitized by Google

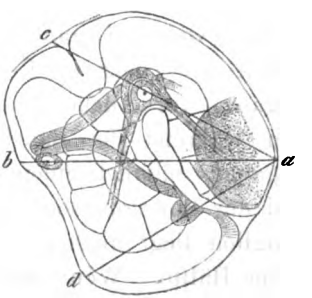
andergesetzt wurde, die Urnieren sowohl nach der Art ihrer Entstehung als auch nach ihrem anatomischen Bau und ihrer symmetrischen Anordnung als Homologa der Schleifencanäle und speciell als Homologa der sogenannten »Kopfnieren« zu betrachten haben.

Allerdings muss es auffallend erscheinen, dass, wie v. IHERING[1]) nachgewiesen hat, einige Prosobranchier paarige bleibende Nieren besitzen. Wie diese Organe zu deuten sind, wird erst die Entwicklungsgeschichte zu zeigen haben. Immerhin muss darauf hingewiesen werden, dass sich dieses eigenthümliche Verhalten hauptsächlich bei solchen Formen findet, welche, wie Fissurella und Patella, das Bestreben zeigen, die heteropleure Körperform wieder mit der homopleuren zu vertauschen.

Wir wollen nun zum Schlusse noch die allmälige Ausbildung der heteropleuren oder dysdipleuren Grundform der Gastropoden einer näheren Betrachtung unterziehen.

Schon HAECKEL[2]) hat in seiner »generellen Morphologie« darauf hingewiesen, »dass alle Dysdipleuren ursprünglich eudipleurisch angelegt sind und erst nachträglich heteropleurisch werden«. Dies finden wir auch in der That durch die Entwicklung der Gastropoden auf das Vollste bestätigt. Wir werden uns daher nur die Frage vorzulegen haben, was die Ursache dieser Dysdipleurie der Gastropoden sei.

Fig. 5.



Es stelle die beistehende Figur den Embryo eines Gastropoden zu Ende der zweiten Entwicklungsperiode dar. Die Hauptaxe desselben (*ab*) werden wir von der Mitte der Scheitelplatte oder, richtiger gesagt, von der Mitte zwischen beiden Scheitellappen, bis zu der vorderen Umrandung des Afterhöckers, also bis zu jener Stelle, an welcher ursprünglich die

[1]) v. IHERING, »Zur Morphologie der Niere der sog. »Mollusken«.« Z. f. w. Z. XXIX. Bd. v. IHERING hebt in dieser Abhandlung mit Recht hervor, dass es sich bei denjenigen Schnecken, welche linksgewunden sind, um einen Situs inversus handelt (pag. 587). Man wird daher erwarten müssen, dass bei den rechts gewundenen Schnecken die Anlage der bleibenden Niere nicht, wie bei Planorbis, an der linken, sondern an der rechten Seite des Enddarmes zur Entwicklung komme. Dafür spricht auch eine Zeichnung RAY LANKESTER's von einem Limnaeen-Embryo (»Observ. on the devel. of the pond-snail« Taf. XVII).

[2]) E. HAECKEL, »Generelle Morphologie der Organismen.« I. Bd. pag. 525.

Digitized by Google

beiden ersten Mesodermzellen gelegen waren, zu ziehen haben. Ausserdem wollen wir die Linie *ac* von der Mitte der Scheitelplatte bis zur Oeffnung der Schalendrüse, also bis zu jener Stelle, welche ungefähr dem Apex der sich bildenden Schale entspricht, ziehen; und endlich die Linie *ad* von derselben Stelle bis zur Spitze des Fusses. Die Linie *ac* wollen wir die Centrallinie des Rückens, die Linie *ad* die Centrallinie des Bauches nennen. Alle drei Linien, die Hauptaxe und die beiden Centrallinien liegen zu dieser Zeit noch in einer und derselben Ebene. Demnach sind die beiden Antimeren des Körpers einander noch vollkommen »symmetrisch-gleich«. Bald aber rückt das Ende der Centrallinie des Rückens nach der einen oder anderen Seite des Thieres; es ist dies die Folge des ungleichen Wachsthums der beiden Antimeren des Rückens. Das Ende der Centrallinie des Bauches dagegen bleibt stets an derselben Stelle; die beiden Antimeren des Bauches zeigen daher zu jeder Zeit eine strenge bilaterale Symmetrie und schreiten in ihrem Wachsthume vollkommen gleichmässig weiter. Indem nun das Ende der Centrallinie des Rückens immer weiter nach der Seite rückt, werden beide Antimeren immer verschiedener.

Wir sehen also, dass die ursprüngliche eudipleure Form des Bauches stets erhalten bleibt, während diejenige des Rückens einer entschiedenen Heteropleurie Platz macht. Wenn wir nun untersuchen, welche Organe im Rücken und welche im Bauche liegen, so finden wir, dass im Rücken fast nur die sogenannten »vegetativen« Organe, vor Allem die Ernährungs- und Fortpflanzungsorgane, liegen, während der Bauch vorwiegend von sogenannten »animalen« Organen, nämlich einem grossen Theil des centralen Nervensystems und der Bewegungsorgane, eingenommen wird. Das obere Schlundganglion liegt ungefähr an der Grenze zwischen dorsaler und ventraler Hälfte. Wenn wir also eine Bezeichnung der alten Anatomen und Physiologen beibehalten wollen, so können wir sagen: die dorsale Hälfte repräsentirt den »vegetativen«, die ventrale den »animalen Leib« der Gastropoden. Da nun aber die dorsale Hälfte keinerlei Antheil an der Bewegung unserer Thiere nimmt, sondern dem »animalen Leibe« nur gewissermassen als Last aufgebürdet erscheint, so leuchtet ein, dass uns in der Grundform der Schnecken eine streng bilateral-symmetrische Vertheilung der locomotorischen Kraft, dagegen eine asymmetrische Anordnung der zu bewältigenden Last entgegentritt. Die Bewegung eines Thieres aber ist um so freier und vollkommener, je

Digitized by Google

gleichmässiger die Last, die dasselbe zu tragen hat, am Körper vertheilt ist; daher sehen wir auch, dass die Gastropoden fast durchwegs langsame und schwerfällige Thiere sind und dass sie stets, wenn sie sich bewegen und weiterkriechen wollen, zuvor die Last, die sie zu tragen haben, in Balance zu bringen suchen.

Aus welchem Grunde die Vorfahren der Gastropoden die eudipleure Körperform, die, wie HAECKEL mit Recht bemerkt, »als die praktisch vollkommenste von Allen« erscheint, aufgegeben und dafür die heteropleure Form angenommen haben, lässt sich wohl nur schwer bestimmen. So viel aber ist sicher, dass heute zahlreiche Formen wieder zur eudipleuren Körperform zurückzukehren streben. Dies ist unter den Pulmonaten bei den Limaciden, unter den Prosobranchiern bei den Chitoniden, Patelliden und Fissurelliden, unter den Opisthobranchiern bei der ganzen Gruppe der Dermatobranchier und endlich unter den Pteropoden vor Allem bei den Gymnosomen der Fall. In allen diesen Fällen tritt, wenn ich so sagen darf, der vegetative Leib in ein engeres Dienstverhältniss zum animalen. Der Eingeweidesack verliert bei den kriechenden Formen seine Selbstständigkeit und wird in den animalen Leib einbezogen. Dabei geht die Schale entweder völlig verloren, wie bei den Dermatobranchiern, oder sie wird rudimentär, wie bei den Limaciden, oder endlich sie bleibt erhalten, verliert aber ihre ursprüngliche Gestalt und nimmt selbst eine streng bilateral-symmetrische Form an, wie bei den Chitoniden, Patelliden und Fissurelliden. Ja, bei den Chitoniden zerfällt sie sogar in eine Reihe hinter einander gelegener Segmente, ein Umstand, der selbst bei noch so geringer Verschiebbarkeit der einzelnen Schalenstücke, der freieren Beweglichkeit der Thiere sicherlich zu Statten kommen muss. Bei den schwimmenden Formen dagegen, wie bei den gymnosomen Pteropoden, bleibt zwar der Eingeweidesack erhalten, ja es erfährt sogar das wichtigste Bewegungsorgan der kriechenden Formen eine entschiedene Rückbildung; dafür entwickeln sich aber aus den Seitentheilen des Fusses mächtige flügelförmige Fortsätze, die Flossen, welche zur schwimmenden Bewegung tauglicher erscheinen, als der best entwickelte Fuss[1]). Bei den Cephalopoden endlich, die sich der freiesten und vollkommensten Ortsbewegung unter allen Weichthieren erfreuen, hat die

[1]) Nach FOL gehen die Flossen aus zwei seitlichen Lappen des Fusses hervor und entsprechen daher den Seitentheilen des Fusses der übrigen Gastropoden.

Digitized by Google

Dysdipleurie wieder der reinsten Eudipleurie Platz gemacht, welche nur beim männlichen Geschlechte durch die Entwicklung eines mächtigen Hectocotylus eine geringe Störung erleidet.

So finden wir also, dass zahlreiche, scheinbar complicirte morphologische Erscheinungen durch ganz einfache physiologische Betrachtungen ihre Erklärung finden. Und sowie in diesen, werden wir auch in allen anderen Fällen, in denen es sich um die Erkenntniss einer morphologischen Thatsache handelt, die Physiologie zu Rathe zu ziehen haben. In der That muss es sonderbar erscheinen, wenn man von Zeit zu Zeit von unkundigen Leuten die Frage aufwerfen hört, welcher der beiden Schwesterwissenschaften, der Morphologie oder der Physiologie, der Vorrang gebühre. Diese Frage nimmt sich gerade so sonderbar aus, als etwa die Frage, welche der Farben des Regenbogens die schönste sei; sowie aber diese erst, wenn sie sich vereinigen, das reine, weisse Licht geben, so sollen auch Morphologie und Physiologie sich die Hand reichen, um ihr gemeinsames Ziel, eine wahre Erkenntniss der lebenden Wesen, zu erreichen.

Ueber die Untersuchungsmethoden.

Während der ersten Furchungsstadien bedürfen die Keime, wenn man nicht die Erscheinungen der Kerntheilung verfolgen will, keiner weiteren Behandlung. Aber schon in dem Stadium der Vierundzwanzigtheilung und später ist es unumgänglich nothwendig, die Keime zu isoliren und mit Reagentien zu behandeln. Dazu eignet sich meiner Erfahrung nach am besten folgendes Verfahren. Man bringt die Laiche auf einen Objectträger, legt denselben auf dunkles Papier oder überhaupt auf eine dunkle Fläche und zerreisst mit zwei Präparirnadeln die einzelnen Eihüllen. Sind auf diese Weise die Keime isolirt, so entfernt man die Gallertmasse des Laiches und setzt einen Tropfen 1 %iger Ueberosmiumsäure zu. Haben sich die Keime gut gebräunt, so färbt man sie mit ammoniakalischem Carmin oder Picrocarmin und spült sie dann mittelst einer mit Wasser gefüllten Pipette oder eines Tropfglases vom Objectträger in ein grosses Uhrschälchen. Die Keime sinken alsbald zu Boden und können, da sie gefärbt sind, über weissem Grunde leicht gesehen und gesammelt

Digitized by Google

werden. Nun bringt man sie in ein zweites Uhrschälchen, in dem sich eine Mischung von Glycerin, Alkohol und Wasser befindet. Am besten eignet sich eine Mischung, die auf je einen Theil Glycerin und absoluten Alkohol drei Theile Wasser enthält. Später kann man noch etwas Glycerin zusetzen, um die Keime durchsichtiger zu machen. Nun bringt man sie auf einem Objectträger unter das Mikroskop.

Dasselbe Verfahren kann auch bei späteren Stadien eingeschlagen werden. Da aber ältere Embryonen bei demselben leicht quellen, so habe ich bei ihnen eine etwas langwierigere, aber viel bessere Methode in Anwendung gebracht. Ich habe nämlich ältere Embryonen nach der Behandlung mit Ueberosmiumsäure nicht sofort gefärbt, sondern erst langsam in Alkohol gehärtet. Es geschieht dies am besten in einem grossen Uhrschälchen, in welches man zuerst Wasser und nur so viel Alkohol bringt, dass die Mischung eben einen leichten Geschmack nach Alkohol auf der Zunge zurücklässt. Dann setzt man in Pausen von zwei bis vier Minuten tropfenweise stärkeren Alkohol zu. Damit keine zu gewaltigen Wirbel in der Flüssigkeit entstehen, nimmt man anfangs nur etwa 30 %igen, dann 50 % und 70 %igen Alkohol. Schliesslich bringt man die Embryonen in ein neues Uhrschälchen mit absolutem Alkohol. Nachdem man sie hier etwa eine halbe Stunde gelassen hat, holt man sie mit einem Löffelchen heraus, zieht den Alkohol mit Fliesspapier weg und legt sie in eine ammoniakalische Lösung von Carmin oder Pikrocarmin. Das Färben bewerkstellige ich gewöhnlich in der Weise, dass ich etwa zehn bis fünfzehn Tropfen Pikrocarmin auf den Boden eines sehr grossen Uhrschälchens bringe und die Embryonen, je nach ihrer späteren Verwendung, zehn bis dreissig Minuten darin liegen lasse. Embryonen, welche man schneiden will, muss man nämlich viel stärker färben, als solche, die man in toto ansehen will. In beiden Fällen muss man die Embryonen, nachdem sie gefärbt sind, sehr gut im Wasser auswaschen. Um sie nach dem Färben leicht zu finden, füllt man das Uhrschälchen, auf dessen Boden die Embryonen in der Carminlösung liegen, bis nahe an den Rand mit Wasser; ist das Uhrschälchen hinlänglich gross und fasst es viel Wasser, so kann man in der nunmehr blass rosarothen Flüssigkeit selbst die kleinsten Keime rasch und sicher finden.

Will man die Embryonen in toto betrachten, so bringt man sie, nachdem sie gut gefärbt und ausgewaschen sind, in die oben angegebene Mischung von Glycerin, Alkohol und Wasser, zu der man

Digitized by Google

langsam Glycerin zusetzt. Will man sie dagegen zum Schneiden verwenden, so muss man sie in derselben Weise wieder härten, wie man sie vor dem Färben gehärtet hat. Dann werden sie in Nelkenöl aufgehellt und in die bekannte STRICKER'sche Masse von Wachs und Oel eingebettet. Das Einbetten besorge ich, wie auch HATSCHEK, auf einem mit Oel bestrichenen Objectträger. Um die Embryonen beim Einbetten in die gewünschte Lage bringen zu können, streiche ich zuerst mit einem in die heisse Wachsmasse getauchten Löffelchen über den Objectträger, lege dann den zu schneidenden Embryo auf die dünnste Stelle der Wachsschicht, orientire ihn unter dem Mikroskop und setze endlich einen Tropfen warmer Wachsmasse darauf.

Mit anderen Färbemitteln, als Carmin und Pikrocarmin, habe ich kein Glück gehabt. Selbst das sonst so tüchtige Hämatoxylin leistet bei Gastropoden-Embryonen nur schlechte Dienste.

Die Behandlung anderer Embryonen, wie der von Bithynia, Paludina, Helix, Succinea, etc. war im Wesentlichen dieselbe, wie die von Planorbis. Die Embryonen, welche in einer grossen Menge von Eiweiss schwimmen, muss man vor der Behandlung mit Reagentien sorgfältig vom Eiweiss befreien. Um die Eier von Paludina, deren Hülle, wenn sie jung sind, sehr leicht zerreist, so dass der Embryo verloren geht, noch bevor man ihn gesehen hat, unversehrt zu erhalten, muss man den Uterus, nachdem er der Länge nach geschlitzt ist, mit einer Pipette ausspülen. Um die Embryonen von Helix hortensis lebend innerhalb der Eihülle beobachten zu können, möchte ich vorschlagen, die Eier zwischen Zeigefinger und Daumen der linken Hand zu nehmen und mit der rechten mittelst eines scharfen Skalpells einen langen Schnitt durch die äussere, mit Kalkconcrementen reichlich imprägnirte Hülle zu führen; die innere, glashell durchsichtige Hülle bleibt dabei fast stets erhalten. Durch einen leisen Druck gelingt es, die Eier, noch von dieser inneren Hülle umschlossen, hervorzupressen.

Vielleicht wird man manche dieser Angaben für kleinlich und überflüssig halten; wer aber bedenkt, dass eine gute Methode die Grundbedingung einer guten Arbeit ist, wird mit seinem Urtheile etwas vorsichtiger und zurückhaltender sein. Ich selbst habe in meiner ersten Arbeit über »die Ontogenie der Süsswasser-Pulmonaten« mehrere Fehler begangen, weil es mir an einer tauglichen Untersuchungsmethode gebrach. Auch habe ich es damals unterlassen, Schnittserien durch Embryonen zu legen, sondern habe mich

Digitized by Google

mit denjenigen Schnitten begnügt, welche mir am besten zu den damals herrschenden Ansichten zu passen schienen. Daher kommt es auch, dass zwei meiner damals abgebildeten Schnitte nicht, wie ich meinte, Medianschnitte, sondern schiefe Sagittalschnitte waren, und einer, den ich für einen Querschnitt hielt, kein Querschnitt, sondern ein Frontalschnitt war. Ich besitze auch jetzt unter meinen zahlreichen Präparaten mehrere, welche ganz genau mit jenen Zeichnungen übereinstimmen, habe mich aber überzeugt, dass sie kein Beweis für die damals entwickelten Ansichten sind.

Wien, Mitte Februar 1879.

Erklärung der Abbildungen.

Tafel XXXII.

Bei den Bezeichnungen *MEI*, *ME* und *EI* bedeutet *E* den Gehalt an Ectodermpartikeln, *I* den Gehalt an Entodermpartikeln und *M* den Gehalt an Mesodermpartikeln. Daher sind auch die Ectodermzellen mit *E*, die Entodermzellen mit *I* und die Mesodermzellen mit *M* bezeichnet. *r* Richtungsbläschen. — Vergr. circa 320.

Fig. 1. Ungefurchter Keim während des Ausstossens der »Richtungsbläschen«.
Fig. 2. Beginn der Zweitheilung.
Fig. 3. Stadium der vollendeten Zweitheilung.
Fig. 4. Stadium der vollendeten Zweitheilung zu einer späteren Zeit.
Fig. 5. Stadium der vollendeten Zweitheilung noch etwas später als das Stadium von Fig. 4.
Fig. 6. Beginn der Viertheilung vom animalen Pol.
Fig. 7. Beginn der Viertheilung von der Seite.
Fig. 8 *A*. Stadium der vollendeten Viertheilung von der Seite.
Fig. 8 *B*. Stadium der vollendeten Viertheilung vom animalen Pol.
Fig. 9. Beginn der Achttheilung vom animalen Pol.
Fig. 10 *A*. Stadium der vollendeten Achttheilung vom animalen Pol.
Fig. 10 *B*. Stadium der vollendeten Achttheilung von der Seite.
Fig. 11 *A*. Stadium der vollendeten Zwölftheilung vom animalen Pol.
Fig. 11 *B*. Stadium der vollendeten Zwölftheilung vom vegetativen Pol.
Fig. 11 *C*. Stadium der vollendeten Zwölftheilung von der Seite.

Digitized by Google

Fig. 12 *A*. Stadium der Vierundzwanzigtheilung vom animalen Pol.
Fig. 12 *B*. Stadium der vollendeten Vierundzwanzigtheilung vom vegetativen Pol.
Fig. 12 *C*. Optischer Schnitt durch das Stadium der vollendeten Vierundzwanzigtheilung. *fh* Furchungshöhle.
Fig. 13. Stadium mit sechs Entoderm- ($I_1 - I_6$) und zwei Mesodermzellen (M_1 und M_2) vom vegetativen Pol.
Fig. 14. Stadium mit zehn Entodermzellen in derselben Ansicht.
Fig. 15. Stadium nach der Ueberwachsung der Mesodermzellen (M_1 und M_2).
Fig. 16. Stadium nach der Theilung der zehn Entodermzellen.

Tafel XXXIII.

M_1 und M_2 hintere grosse Mesodermzellen (»Urzellen« des Mesoderms); N_1 und N_2 vordere (seitliche) grosse Mesodermzellen; m_1 und m_2, sowie m überhaupt, kleine Mesodermzellen, von den Zellen M_1 und M_2 abstammend. *E* Ectoderm; *I* Entoderm; *kh* Kopfhöhle; *V* Velum; *Sp* Scheitelplatte; *o* Mund; *p* Fuss; *sg* Schalendrüse; *D* kleinzelliger Theil der Wand des Mitteldarms. — Vergr. circa 320.

Fig. 17 *A*. Stadium mit vier Mesodermzellen vom animalen Pol.
Fig. 17 *B*. Stadium mit vier Mesodermzellen vom vegetativen Pol. Das Entodermzellenfeld beginnt sich zu vertiefen.
Fig. 17 *C*. Schiefer optischer Sagittalschnitt durch das Stadium mit vier Mesodermzellen.
Fig. 18 *A*. Stadium mit sechs Mesodermzellen vom animalen Pol.
Fig. 18 *B*. Stadium mit sechs Mesodermzellen vom vegetativen Pol. Die Einstülpung des Entoderms hat weitere Fortschritte gemacht.
Fig. 18 *C*. Optischer Querschnitt durch das Stadium mit sechs Mesodermzellen.
Fig. 19 *A*. Stadium mit drei kleinen Mesodermzellen jederseits zwischen den grossen Zellen *M* und *N* vom animalen Pol Beginn der Bildung des Velum (*V*) und der Scheitelplatte (*Sp*).
Fig. 19 *B*. Dasselbe Stadium vom vegetativen Pol.
Fig. 19 *C*. Dasselbe Stadium von der rechten Seite.
Fig. 19 *D*. Dasselbe Stadium im optischen Querschnitte (mit Ausserachtlassung der kleinen Mesodermzellen).
Fig. 19 *. Mund in einem etwas späteren Stadium.
Fig. 20 *A*. Etwas späteres Stadium vom animalen Pol.
Fig. 20 *B*. Dasselbe Stadium vom vegetativen Pol.
Fig. 20 *C*. Dasselbe Stadium von der rechten Seite.
Fig. 20 *D*. Dasselbe Stadium von vorn.
Fig. 21 *A*. Beginn der Bildung der Schalendrüse (*sg*); Embryo von der rechten Seite.
Fig. 21 *B*. Dasselbe Stadium von vorn.
Fig. 22 *A*. Auftreten einer kleinzelligen Platte (*D*) im Mitteldarm. Embryo von der rechten Seite.
Fig. 22 *B*. Dasselbe Stadium von der Rückenseite.

Digitized by Google

Tafel XXXIV.

Sp Scheitelplatte; *o* Mund; *V* Velum; *p* Fuss; *sg* Schalendrüse; *s* Schale; *sf* Schalenfeld; *N* grosse seitliche Mesodermzelle, von Fig. 24 *A* an Urniere; *D* kleinzelliger Theil der Wand des Mitteldarms; *I* Eiweisszellen; *d* Enddarm; *A* Afterhöcker; *z* Zungenscheide; f_1 und f_2 Falz am Rande des Schalenfeldes; *T* Mantelanlage; *R* Anlage der bleibenden Niere; *au* Augenanlage; *w* Anlage des Gehörbläschens; *F* Fühler; *G* oberes Schlundganglion; *g* unteres Schlundganglion; *n* kleine vordere Mesodermzellen; *v* Zellen zwischen Velum und Scheitelplatte; *?* räthselhaftes Organ. — Vergr. der meisten Figuren circa 320.

Fig. 23 *A*. Embryo mit der Anlage der Zungenscheide und des Enddarms von der rechten Seite.

Fig. 23 *B*. Embryo desselben Stadiums von der Rückenseite.

Fig. 24 *A*. Embryo mit der Anlage der Urnieren (*N*) von der rechten Seite.

Fig. 24 *B*. Embryo desselben Stadiums von der Bauchseite; theilweise im optischen Frontalschnitt.

Fig. 25 *A*. Bildung des Schalenfeldes (*sf*) und Verschiebung der Schalendrüse (*sg*) nach rechts. Ausserdem Bildung der Augen- und Gehörbläschen. Beides erfolgt aber schon in einem zwischen Fig. 24 und 25 liegenden Stadium. Embryo von der rechten Seite.

Fig. 25 *B*. Embryo desselben Stadiums wie Fig. 25 *A* von vorn oben.

Fig. 26 *A*. Stadium der vollendeten Bildung des oberen und unteren Schlundganglions. Embryo von der Seite.

Fig. 26 *B*. Dasselbe Stadium von vorn oben. Schwächer vergr.

Fig. 27. Mesodermstreifen der linken Seite eines etwas jüngeren Embryo, als des von Fig. 23 *A*. *M* hintere grosse Mesodermzelle, »Urzelle« des linken Mesodermstreifens; *m* hintere kleine Mesodermzellen; *N* vordere (seitliche) grosse Mesodermzelle; *n* vordere kleine Mesodermzellen.

Fig. 28. Urniere. *a* linke Urniere von der dorsalen Seite; *b* rechte Urniere von der rechten Seite; *c* Schnitt durch die grosse Urnierenzelle einer Seite; bei HARTNACK Imm. XI, Oc. II.

Fig. 29. Linker Seitentheil des Velum eines Embryo vom Alter des in Fig. 25 *A* abgebildeten.

Fig. 30. Scheitelplatte eines etwas jüngeren Embryo, als des in Fig. 24 *A* abgebildeten. Flächenansicht.

Tafel XXXV.

At Athemhöhle; *γ* und γ_1 Ganglion (?) am Mantelrande; *sr* Schalenrand; *Tr* Mantelrand; sonst alle Bezeichnungen wie auf Taf. XXXIV. — Vergr. meist 320.

Fig. 31 *A*. Embryo nach dem Durchbruche der bleibenden Niere beim Beginn der Bildung der Athemhöhle von der rechten Seite.

Fig. 31 *B*. Embryo desselben Stadiums von hinten.

Fig. 32 *A*. Embryo nach der Bildung des Herzens von der linken Seite.

Fig. 32 *B*. Embryo desselben Stadiums von der rechten Seite. — Schwächer vergr.

Digitized by Google

Fig. 33. Nahezu erwachsener Embryo von der linken Seite (ohne Anwendung von Färbemitteln).

Fig. 34. Herz und hinterer Abschnitt der Niere eines reifen Embryo. *P* Pericard; *k* Kammer; *vk* Vorkammer; R_I ausführender, R_{II} secernirender und R_{III} flimmernder Abschnitt der bleibenden Niere.

Einmündungsstelle des Oesophagus in den Mitteldarm halbschematisch gehalten. Dasselbe in Fig. 26 *A*, vorige Tafel.

Tafel XXXVI.

Die kleinen Figuren *I*—*V* geben die Richtung der auf Taf. XXXVI und XXXVII abgebildeten Schnitte an. Das Alter der Embryonen, durch welche die Schnitte geführt wurden, ist theils aus diesen fünf kleinen Figuren, theils aus dem Texte zu ersehen. — *Sp* Scheitelplatte; *V* Velum; N_1 Urniere der linken, N_2 Urniere der rechten Seite; *m* Mesoderm; *D* Mitteldarm; *d* Enddarm; *z* Zungenscheide; *I* Eiweisszellen; *k* Kerne derselben; *Dw* hintere Wand des Mitteldarmes; *oh* Mundhöhle; *oe* Oesophagus; *R* Anlage der bleibenden Niere; *al* halbresorbirtes Eiweiss. — Vergr. mit Ausnahme der Fig. 8 bis 11 300.

Fig. 1. Vierter Schnitt einer Serie.

Fig. 2. Fünfter oder sechster Schnitt derselben Serie.

Fig. 3. Fünfter Schnitt einer Serie durch einen etwas älteren Embryo; der Schnitt geht durch die Höhle des Mitteldarms.

Fig. 4. Achter Schnitt derselben Serie; der Schnitt geht durch den Enddarm.

Fig. 5. Dritter Schnitt einer Serie durch einen etwas weniges älteren Embryo. Es sind die Mundhöhle und die vordere Wand der Zungenscheide, sowie die Scheitelplatte durchschnitten.

Fig. 6. Zehnter Schnitt derselben Serie; es sind der Mitteldarm und beide Urnieren durchschnitten.

Fig. 7. Zwölfter Schnitt derselben Serie. Es sind beide grossen Urnierenzellen, N_1 und N_2, und die Anlage der bleibenden Niere, *R*, durchschnitten. Ausserdem geht der Schnitt durch die hintere Wand des Mitteldarms *Dw* und den Enddarm *d*. In den beiden Urnierenzellen sieht man die Lumina der nach der Scheitelplatte und dem Fusse ziehenden Gänge.

Fig. 8. Vierter Schnitt durch die eine Hälfte der Scheitelplatte eines etwas älteren Embryo, als des früheren.

Fig. 9. Fünfter Schnitt derselben Serie.

Fig. 10. Sechster Schnitt derselben Serie; es sind beide Hälften der Scheitelplatte abgebildet; bei *au* das durchschnittene Augenbläschen.

Fig. 11. Siebenter Schnitt derselben Serie; *vs* Strang, welcher von der Scheitelplatte gegen das Gehörbläschen *w* verläuft und wahrscheinlich ausser zur Bildung des Gehörnervs auch zur Bildung des Fussganglions führt.

Tafel XXXVII.

cl »crête longitudinale« Fol; *p* Fuss; *G* Knoten des oberen Schlundgang-

Digitized by Google

lions; *g* Knoten des Fussganglions; *T* Mantelanlage: *sf* Schalenfeld; *s* Schale; die übrigen Bezeichnungen wie auf der vorhergehenden Tafel. — Vergr. 300; Fig. 15—18 320.

Fig. 12. Vierter Schnitt einer Serie durch einen Embryo vom Stadium der Taf. XXXIV, Fig. 25*A*. Sehr mächtige Entwicklung beider Lappen der Scheitelplatte.

Fig. 13. Zwölfter Schnitt einer andern Serie durch einen Embryo aus demselben Laiche. Der Schnitt geht durch den Mitteldarm und trifft beide Urnieren.

Fig. 14. Vierzehnter Schnitt derselben Serie wie Fig. 13. Der Schnitt geht durch die hintere Wand des Mitteldarms, durch den Enddarm, durch die linke Urniere und durch die Anlage der bleibenden Niere.

Fig. 15. Zwanzigster Schnitt einer Serie durch einen Embryo aus demselben Laiche wie den von Fig. 12—14, um die Anlage der bleibenden Niere *R* zu zeigen; *d* Enddarm.

Fig. 16. Einundzwanzigster Schnitt derselben Serie.

Fig. 17. Zweiundzwanzigster Schnitt derselben Serie.

Fig. 18. Dreiundzwanzigster Schnitt derselben Serie.

Fig. 19. Schnitt durch die Augeneinstülpung *au* eines etwas älteren Embryo als des von Taf. XXXIV, Fig. 24*A*, aber beträchtlich jüngeren, als des von Fig. 25*A* derselben Tafel.

Fig. 20. Vierter Schnitt einer Serie durch einen Embryo vom Stadium der Taf. XXXIV, Fig. 26*A*. Die beiden Knoten des oberen Schlundganglions stehen nur mehr an den Seiten mit der Haut in Verbindung.

Fig. 21. Zwölfter Schnitt einer anderen Serie durch einen Embryo aus demselben Laiche. Es ist der Oesophagus *oe* vor seiner Einmündung in den Mitteldarm *D* getroffen.

Fig. 22. Dreizehnter Schnitt derselben Serie wie Fig. 21. Der Oesophagus ist an der Einmündungsstelle in den Mitteldarm getroffen.

Fig. 23. Vierzehnter Schnitt derselben Serie.

Fig. 24. Dreizehnter Schnitt einer anderen Serie durch einen gleichalterigen Embryo. *R* Niere; *d* Enddarm.

Tafel XXXVIII.

Furchungsstadien von Doto coronata, Bithynia tentaculata, Acera bullata, Nassa mutabilis, Pterotrachaea mutica, Firoloides Desmaresti und Cavolinia tridentata.

Fig. 1—5. Furchungsstadien von Doto.

Fig. 1. Stadium von acht Zellen vom animalen Pol.

Fig. 2. Stadium von neun Zellen vom animalen Pol.

Fig. 3. Stadium von zehn Zellen vom animalen und vegetativen Pol.

Fig. 4. Stadium von zwölf Zellen vom animalen und vegetativen Pol.

Fig. 5. Stadium von vierundzwanzig Zellen vom animalen und vegetativen Pol. Es muss darauf aufmerksam gemacht werden, dass an der Zeichnung nur dreiundzwanzig Zellen zu sehen sind; es ist daher sehr wahrscheinlich, dass mir eine Zelle bei der Beobachtung entgangen ist oder dass sie von einer anderen bedeckt wurde.

Digitized by Google

Fig. 6—7. Furchungsstadien von Bithynia. Die feinpunktirten Linien bezeichnen die Grenze vom hellen animalen und dunklen vegetativen Abschnitte.

Fig. 6. Stadium von acht Zellen vom animalen Pol.

Fig. 7. Stadium von sechszehn Zellen vom animalen Pol und von der Seite.

Fig. 8—11. Furchungsstadien von Acera.

Fig. 8. Stadium von neun Zellen vom animalen und vegetativen Pol.

Fig. 9. Stadium von zehn Zellen vom animalen und vegetativen Pol.

Fig. 10. Stadium von zwölf Zellen vom animalen und vegetativen Pol.

Fig. 11. Stadium von zwanzig Zellen vom animalen und vegetativen Pol.

Fig. 12—13. Furchungsstadien von Nassa nach Bobretzky.

Fig. 12. Stadium von acht Zellen vom animalen Pol.

Fig. 13. Stadium von vierundzwanzig Zellen vom animalen Pol.

Fig. 14. Stadium von zwölf Zellen von Pterotrachaea nach Fol (vom animalen Pol).

Fig. 15. Achtzellenstadium von Firoloides nach Fol (schief von der Seite).

Fig. 16—18. Furchungsstadien von Cavolinia nach Fol.

Fig. 16. Stadium von acht Zellen vom animalen Pol.

Fig. 17. Stadium von zwölf Zellen vom animalen Pol.

Fig. 18. Stadium von sechzehn Zellen vom animalen Pol. (Bei allen drei Figuren bezeichnet die fein punktirte Linie die Grenze zwischen hellem und dunklem Dotter.)

Digitized by Google

Formbildung und Formstörung in der Entwicklung von Wirbelthieren.

Von

Dr. A. Rauber,
ao. Professor in Leipzig.

Das kaiserliche Oberpräsidium von Elsass-Lothringen hatte durch die Vermittelung des Vorstandes des deutschen Fischereivereins gestattet, das disponible Material der Anstalt für künstliche Fischzucht bei Hüningen zu einer ausgedehnteren Untersuchung der Monstra der Knochenfische in Verwendung zu bringen. Alle bisherigen wissenschaftlichen Ergebnisse auf diesem Gebiete wiesen mit grosser Deutlichkeit darauf hin, dass nur durch die methodisch ausgebildete Beobachtung eines umfangreichen entwicklungsgeschichtlichen Materials die wichtige Angelegenheit der Monstra, insbesondere der mit mehrfachen Leibern ausgestatteten, aber auch der einfachen, ihrer endlichen Lösung oder mehr als spurweisen ferneren Ausbildung entgegengeführt werden könne. Der grundlegende Gedanke, oder wenn man lieber will, eine Vermuthung über die Bedeutung der mehrleibigen Monstra war mir allerdings schon zuvor und zwar in Folge zufälliger Begegnung solcher Bildungen nahe getreten und ich habe dieselbe auch bereits in bestimmter Weise zu entwickeln gesucht. Aber gerade dieser Umstand forderte dringend dazu auf, die zufälligen Beobachtungen zu planmässigen, die seltenen zu vielfachen zu machen. Eine methodische Bearbeitung der frühesten Stufen der Formanomalieen der Knochenfische fehlt seit LEREBOULLET's vor über 20 Jahren gemachten Untersuchungen ohnedies und musste schon mit Rücksicht auf die Fortschritte der normalen Entwicklungsgeschichte ansehnliche Ergebnisse in Aussicht stellen.

Eine auf die bisherige Statistik der Mehrfachbildungen gegrün-

Digitized by Google

dete Berechnung des Bedarfs an Eiern, unter welchen diejenigen von grossen Durchmessern vorzugsweise in das Auge zu fassen waren, hatte ursprünglich nun freilich die Nothwendigkeit der Bewältigung zehnmal höherer Zahlen voraussetzen lassen, als sich in der Folge wirklich erforderlich erwies, wenn man von weitgehenden statistischen Ergebnissen abstehen wollte. Gleich anfangs hatte mich das Glück besonders begünstigt. Denn schon die erste kleinere Sendung von frischbefruchteten Lachseiern enthielt, wie sich nach mehrtägiger Bebrütung herausstellte, gerade diejenige Form der Doppelbildung, auf deren Wahrnehmung in frühester Anlage ich von Anfang an den höchsten Werth gelegt hatte. Auf kleinere, aber häufig wiederholte Sendungen war nämlich mit Absicht schon zu Beginn ausgegangen worden. Dies schien von glücklicher Vorbedeutung zu sein.

Die Zahl der erhaltenen Doppelbildungen, noch mehr der einfachen Monstra wuchs in der That bald so ansehnlich, dass mit dem sechsten Tausend von Eiern die Untersuchung abgebrochen und an die Verarbeitung des gesammelten Stoffes herangegangen werden konnte. Die Ergebnisse dieser Untersuchung hiermit vorlegend, spreche ich die Hoffnung aus, dass Mittel und Arbeit nicht vergeblich verschwendet worden seien.

So ist es mir denn eine angenehme Pflicht, an erster Stelle der genannten hohen Behörde und dem Vorstande des deutschen Fischereivereins, ebenso aber auch Herrn Director Haack in Hüningen für seine jedes Lob übertreffende Umsicht und Sorgfalt in Uebermittelung intacten Materials meinen tiefgefühlten Dank auszusprechen.

Erster Abschnitt.

Die höheren Grade der embryonalen Formstörung.

Mit Tafel XXXIX—XLI.

I. Einleitende Bemerkungen.

Es gewährt einen eigenthümlichen Reiz, den Wegen der embryologischen Formenbildung an verhältnissmässig gut gekannten Objecten in solchen Fällen forschend nachzugehen, wenn irgend eine innere oder äussere Ursache störend in das Getriebe des Räderwerkes der Entwicklung eingreift. Man würde irren, wenn man glau-

Digitized by Google

ben wollte, es lasse sich hier im besten Falle nur der Umkreis möglicher Formablenkungen kennen lernen. Schon der letztere Gewinn darf indessen nicht zu gering angeschlagen werden. Handelt es sich doch um die Erkennung der Reactionsfähigkeit des normalen Keimes gegenüber bekannten und unbekannten ungewöhnlichen Einflüssen; oder auch um die Erkennung schon ursprünglich anomaler Kräfte des Keimes; im Ganzen also um die Ausdehnung unserer Kenntnisse der Eigenschaften des Keimes. Wichtiger aber erscheinen noch die Erfahrungen, welche sich auf dem genannten Wege über die während der Ablenkung stattfindenden inneren Vorgänge erreichen lassen, und über die Ursachen, welche sie erzeugen. Am werthvollsten endlich ist die Untersuchung der Beziehungen, welche zwischen dem normalen und gestörten Ablaufe der Entwicklung obwalten und welche nicht selten die dunkelgebliebenen Verhältnisse der Norm in besseres Licht stellen, als es auf andere Weise geschehen könnte.

Von allen diesen Punkten überzeugte ich mich bald sehr vollständig, als ich, ohne anfänglich darnach zu suchen und wesentlich auf plurale Monstra der Knochenfische ausgehend, nach und nach einer überraschenden Fülle von grossen Formstörungen einfacher Art und früher Stufe begegnet war. Die gefundenen Stadien waren so frühzeitig, dass die betreffenden Objecte, so gross auch die Ablenkung sein mochte, dennoch den normalen Ausgangszustand deutlich und bestimmt durchschimmern liessen; oder es zeigte in anderen Fällen die Ablenkung erst den frühesten Beginn ihres Daseins. Was aber die Zahl der erhaltenen Objecte betrifft, so ist sie gross genug, um sich ohne Zwang zu einer geschlossenen Reihe zusammenfügen zu lassen. Viele der erhaltenen Stadien waren mir bisher weder aus der Literatur, noch aus Sammlungen bekannt geworden. Ein Blick auf die beigegebenen Tafeln wird wohl auch andere überzeugen, dass hier ein Feld vorliege, welches grössere Beachtung verdient, als ihm bisher zu Theil geworden ist.

Dreierlei ist nach meinem Dafürhalten unbedingt erforderlich, wenn die Lehre von den Formstörungen gedeihlich fortschreiten, sich wissenschaftlich nutzenbringend gestalten und hinter der Zeit nicht zurückbleiben will. Sie muss erstens in der von C. Fr. Wolff angebahnten Weise auf dem Boden der normalen Entwicklungsgeschichte stehen und statt unablässig gehäufter Hypothesen Beobachtungen bringen. Sie muss sodann den Anfangs- und Zwischenstadien der Störung den Vorzug vor den Endstadien einräumen, indem wir letztere in überaus grosser Menge bereits besitzen und zur

Digitized by Google

Genüge auch kennen. Sie muss endlich die Säugethiere verlassen oder vielmehr zurücktreten lassen und vorzüglich mit Vögeln und Fischen, selbst mit Wirbellosen arbeiten.

Der erste Satz bedarf keiner Begründung mehr und auch gegen den zweiten dürfte schwerlich Jemand Einwendungen erheben. Was aber den dritten betrifft, welcher ein Zurücktreten der Säugethiere verlangt, so ist hier noch einiger Widerstand zu überwinden. Gleichwohl ergibt er sich schon aus dem zweiten Satze. Denn wenn auf wünschenswerth frühe Stadien ausgegangen werden soll, so sind Säugethiere, die schon der genügenden Erwerbung normalen entwicklungsgeschichtlichen Materials so viel Schwierigkeiten entgegenstellen, von einer darauf abzielenden Untersuchung fast ausgeschlossen: dem Zufalle muss es hier überlassen bleiben, die vorhandenen grossen Lücken der Beobachtung auszufüllen.

Aber auch abgesehen von diesem Umstand der schwierigen Beschaffung frühzeitigen Materiales würde ein ferneres einseitiges Beharren auf den Formstörungen der Säugethiere und des Menschen, oder auch nur ein Verlegen des Hauptgewichtes auf letztere nur verderbliche Wirkungen äussern können.

Fragt man nämlich nach den Gründen der bisherigen Bevorzugung der Formstörungen der Säugethiere und des Menschen, so erfahren wir alsbald, dass jene Bevorzugung nicht etwa aus freier Wahl entsprungen sei, sondern sie entsprang einfach dem äusseren Zufall und der herkömmlichen Lieferungsweise der Monstra. Auch bieten Säugethiere durchaus kein reicheres Material an grossen Formstörungen dar als die unteren Classen. Nur kleinere Anomalien als die uns beschäftigenden werden bei den höheren Classen häufiger gefunden; denn die Gefahr einer Störung wächst mit der Länge und Schwierigkeit des Weges, den ein Entwicklungsablauf zu beschreiben hat. Grosse Formstörungen aber sind bei den unteren Classen häufig genug. Ausserdem ist selbst die normale Entwicklungsgeschichte der Säugethiere in einigen wichtigen Punkten noch mangelhaft erkannt. Welche Schwierigkeiten hier zu überwinden sind, davon überzeugt man sich leicht, wenn man bedenkt, dass selbst ein so erfahrener Beobachter wie KÖLLIKER eine ganze Keimschicht des Kaninchens übersehen konnte, die vielleicht bloss eine Deckschicht, vielleicht aber auch nichts Geringeres als das Ectoderm des Keimes darstellt (VAN BENEDEN und ich contra KÖLLIKER).

Wenn man aber noch zweifeln wollte, dass ein einseitiges Bevorzugen der Säugethiere auf dem genannten Felde die grössten Gefahren

Digitized by Google

für die wissenschaftliche Durchdringung des Gegenstandes in sich schliesse, so ist auf das warnende Beispiel der normalen Entwicklungsgeschichte zu verweisen. Die normale Entwicklungsgeschichte der höheren Wirbelthiere hat eine ungeahnte Erweiterung und Veränderung ihres Inhaltes erfahren, seitdem die niederen Wirbelthiere und Wirbellosen in Vergleichung gezogen worden sind. Die vergleichende normale Entwicklungsgeschichte hat den vollständigsten Sieg davon getragen über das einseitige Beharren auf ausgetretenen Geleisen. Im Reiche der Formstörungen aber wird sich genau wiederholen müssen, was in der normalen Entwicklungsgeschichte bereits eingetreten ist.

Um ein Beispiel des in der Entwicklung der höheren Wirbelthiere eingetretenen Umschwungs unserer Anschauungen zu bringen, so genügt es, an die Gastrula des Hühnchens [1]) und der Säugethiere [2]) zu erinnern. Der heftige Widerstand, der sich anfänglich von den berufensten Seiten aus gegen dieselbe erhoben hatte, darf heute als gebrochen und verstummt betrachtet werden. Aus lebhaften Gegnern sind eifrige Vertheidiger und Förderer derselben erwachsen. Mit einigen der im Folgenden vorzutragenden Anschauungen, hoffe ich, werde es einen ähnlichen Verlauf nehmen. Denn ich glaube nicht, dass gewisse, wie sich ergeben wird auch in allgemeiner Hinsicht wichtige Punkte der anomalen Entwicklung bisher in genügendem Grade untersucht worden sind und tröste mich indessen mit einem schönen von HARVEY [3]) uns erhaltenen Satze:

»Et ut multa olim a doctis Viris reperta sint, crediderim tamen longe plura abscondi adhuc in impervestigabilis naturae obscura nocte: miratusque sum saepenumero, immo risi eos, qui ab Aristotele, Galeno aut alio aliquo magno nomine, omnia consummata adeo atque absoluta crederent, ut ne hilum quidem supperaddi possit. Natura equidem ipsa est arcanorum suorum fidissima interpres: quae in uno genere, aut pressius aut obscurius exhibet: ea clarius et patentius in alio explicuit.«

Den vorhandenen Stoff habe ich so geordnet, dass zuerst ein geschichtlicher Ueberblick den gegenwärtigen Inhalt und die Grenzen des

---

[1]) Die Lage der Keimpforte; Zoologischer Anzeiger 1879, No. 38.

[2]) VAN BENEDEN, La maturation de l'oeuf etc. Bull. de l'Ac. belgique, T. 40.

[3]) G. HARVEY, Exercitationes de generatione animalium. Amstelodami 1651. Praefatio.

Digitized by Google

zu erledigenden Gebietes angibt. Die seither aufgestellten Probleme, die bestehenden Mängel und irrthümlichen Auffassungen finden sich zugleich hier zusammengestellt. Hierauf folgt die Beschreibung der neu beobachteten Fälle, welchen zahlreiche mit Vergrösserung aufgenommene Abbildungen beigegeben sind. An letzteren Abschnitt schliesst sich eine ausführliche Betrachtung der executiven Mittel der embryonalen Formbildung und Formstörung, sowie ihrer gegenseitigen Beziehungen. Auf der hiermit gewonnenen Grundlage folgt endlich die Beurtheilung des neuen Beobachtungsmaterials.

II. Geschichtlicher Ueberblick.

Alle die zahllosen, formell geringeren Grade von Bildungshemmung, die nicht genannt zu werden brauchen, liegen jenseits des Bereiches dieser Untersuchung. Innerhalb ihres Bereiches liegen bloss jene grossen Formstörungen, welche sich entweder in der Reduction des Gesammtkörpers auf ein in späteren Stadien kaum kenntliches Rudiment, oder in dem partiellen bis totalen Mangel der oberen oder unteren Körperhälfte aussprechen. Es sind demnach die sogenannten Amorphen, Acephalen und Acormen, die man auch unter dem Namen Acardiaci zusammengefasst hat, über deren bisherige ausführlichere und wichtigere Untersuchungen ein Ueberblick der Literatur uns orientiren soll, während die Casuistik hier übergangen werden muss.

In einem früheren Beitrage zur Entwicklungsgeschichte der pluralen Monstra (Virchow's Archiv, Bd. 71 und 74) sind die von Aristoteles aufgestellten Ansichten über letztere sowohl wie über die einfachen Monstra bereits von mir angeführt worden. Auch wurde daselbst hervorgehoben, dass nach dem Wiedererwachen der Wissenschaften zum ersten Male von C. F. Wolff das innere Wesen der Monstra per defectum eingesehen worden ist, indem er den Nachweis lieferte, dass sie ihren Ursprung wesentlich einem theilweisen Zurückbleiben auf früherer Entwicklungsstufe verdanken. Sie konnten darum in der Folge von J. Fr. Meckel in Bestätigung und weiterer Ausbildung jener Anschauung Hemmungsbildungen genannt werden.

Sehen wir selbstverständlich ab von den damals herrschenden Anschauungen über die Entstehung der Gewebe, so stossen wir

Digitized by Google

gleich bei J. Fr. Meckel[1]) auf sehr bemerkenswerthe Angaben über die unvollkommene Entwicklung der oberen Körperhälfte. »In der Periode, wo der Embryo ein noch kaum geronnener Schleim ist und noch eine geraume Zeit nachher, fehlen noch alle Organe und nicht alle bilden sich zu gleicher Zeit. Bei geringer Energie bilden sich manche Organe gar nicht, die wirklich zu einer Zeit regelmässig fehlen, daher ist Mangel eines Organs ein Stehenbleiben des Organismus, worin er bemerkt wird, auf einem früher normalen Zustand in Bezug auf dieses Organ.« Und weiterhin: »Die Betrachtung sowohl des vollendeten, als des werdenden Organismus leitet vorzüglich auf zwei Erscheinungen, welche interessante Momente abgeben, an welche sich die Untersuchung der, in diese Classe gehörigen, Missbildungen anknüpfen kann. Die eine ist die Entstehung desselben aus zwei seitlichen, anfangs völlig von einander getrennten Hälften, die zweite die anfangs nicht stattfindende Trennung in eine obere und eine untere Körperhälfte. Bei regelmässig fortschreitender Entwicklung vereinigen sich jene beiden Hälften schon früh vollständig miteinander, und die Scheidung der Linie, welche der Embryo anfänglich darstellt, in ein angeschwollenes Kopf- und ein spitzeres Schwanzende geschieht noch früher. Man kann daher im Allgemeinen zwei grosse Abtheilungen für diese Classe festsetzen, wovon die eine die Missbildungen begreift, in denen sich die Hemmung der Entwicklung durch Nichtvereinigung beider Seitenhälften und durch darauf begründetes Blossliegen der im Normalzustand bei vollkommener Entwicklung bedeckten Organe ausspricht; die andere aber diejenigen in sich fasst, welche sich auf eine mehr oder weniger unvollkommen geschehene Entwicklung der oberen und der unteren Körperhälfte beziehen. In die erste treten von selbst die Spaltungen u. s. w. In die andere treten dagegen alle, nicht in jener frühen Trennung begründete mangelhafte Entwicklungen der oberen oder der unteren Körperhälften, sowohl in Bezug auf äussere als innere Form«.

Wer immer diese Zeilen kennt und zugleich Erfahrung besitzt in den neueren Anschauungen über die Entstehung des Primitivstreifens, wie sollte der nicht die glücklichen Ahnungen wesentlicher Verhältnisse und den ausnehmenden Scharfsinn des sie Aussprechenden in hohem Grade bewundern. Doch es wird sich noch die Gelegenheit ergeben, auf Meckel's Angaben zurückzukommen.

---

[1]) J. Fr. Meckel, pathologische Anatomie. Bd. I, 1812. pag. 49 u. 50.

Digitized by Google

Gleich darauf erschien TIEDEMANN's[1] Anatomie der kopflosen Missgeburten. Nachdem dieser Autor im ersten Abschnitte seines Werkes die verschiedenen in der Literatur bekannt gewordenen Fälle und 5 von ihm selbst gemachte Beobachtungen geschildert hat, wendet er sich im zweiten Abschnitte zu allgemeinen Betrachtungen über diese Missbildungen. »Alle diese Thatsachen machen es höchst wahrscheinlich, dass sich der Kopf bei den Acephalis nicht ausgebildet habe, sondern auf einer frühen Periode der Bildung stehen geblieben oder in seiner Entwicklung gehemmt worden sei, während andre Organe mehr oder weniger sich fortgebildet und entwickelt haben. Die so eben angegebenen, von so vielen Anatomen an den kopflosen Missgeburten beobachteten Erhabenheiten an dem oberen Theile des Körpers sind Rudimente oder Ansätze zur Kopfbildung aus einer frühen Periode des Fötuszustandes. Fast ganz auf dieselbe Art, wie sich diese Rudimente des Kopfes zum Rumpfe der kopflosen Missgeburten verhalten, so verhält sich in der früheren Periode der Fötusbildung der erste Anfang des Kopfes zum Rumpfe« (l. c. p. 50). Auch den Mangel in der Bildung der Brusthöhle bei den kopflosen Missgeburten erklärt er als ein Stehenbleiben auf einer früheren Bildungsstufe; da es eine Periode in der Bildung des Fötus gebe, wo noch keine Brusthöhle existire. Den Bauch dagegen erkennt er als denjenigen Theil, welcher den kopf- und brustlosen Missgeburten niemals fehlte. »Der Bauch, im weiteren Sinne des Wortes, ist überhaupt der Theil, der den Missgeburten niemals fehlen kann, indem dieser der zuerst gebildete Theil des Embryo ist; der Ort, wo der Embryo, um mich mit AUTENRIETH auszudrücken, gleichsam aus den Nabelgefässen hervorwächst. Er ist also der erste und Haupttheil des Embryo, so lange dieser noch die Form einer Galba hat.« Eigenthümlich ist seine Auffassung über den Kreislauf des Blutes in den Acephalen. »Das Gefässsystem ohne Herz in den kopflosen Missgeburten beweist gegen HALLER: 1) dass sich Gefässe ohne Herz bilden können; 2) dass der Kreislauf des Blutes ganz ohne Herz, bloss durch Arterien und Venen geschehen kann; und 3) dass also die Lebensthätigkeit dieser Gefässe ganz unabhängig von dem Impulse des Herzens auf eine solche Art wirken kann, dass der Kreislauf des Blutes hervorgebracht wird« (pag. 73). Den Motor des Kreislaufs sucht er an derjenigen Stelle, wo die Nabelarterien in die Stämme der Körperarterien einmünden; sie verhalten sich wie

[1] FR. TIEDEMANN, Anatomie der kopflosen Missgeburten, Landshut 1813.

Digitized by Google

ein Herz und zwar wie das linke Herz, indem von da aus das Blut zu allen Organen geleitet werde. Der Kreislauf ist nach ihm also ein selbständiger, wenn auch nicht vom Herzen ausgehender, da dieses in der Regel fehle.

Im dritten Abschnitt endlich wendet sich TIEDEMANN zur Erörterung der Ursachen und bekämpft die Meinung, dass die Missgeburten ursprünglich monströse Keime seien, sie sind vielmehr in der Bildung gehemmte Fötus, auf Grund einer Anomalie und Trägheit des Vegetationsprocesses. In dem Mangel der Organe finde eine Stufenfolge statt, von dem Mangel eines Fingers und einer Zehe bis zu dem Mangel aller Organe, mit Ausnahme des Bauches oder desjenigen Theiles, in welchen die Gefässe aus dem Nabelstrang in den Embryo eintreten. Die Ursache der gestörten und trägen Vegetation findet er im Zeugungsprocesse selbst. »Da die kopflosen Missgeburten in der Regel mit anderen wohlgestalteten Fötus geboren werden, so lässt sich die Hypothese aufstellen, dass vielleicht nur ein Ovulum gehörig befruchtet wurde und das andere nicht; aus ersterem bildete sich der wohlgestaltete Fötus, aus letzterem die Missgeburt. Von dem Grade der Befruchtung hinge dann der Grad der Vegetation und der Ausbildung der kopflosen Missgeburten ab. Bemerkenswerth ist es, dass die Geburten eines wohlgestalteten und eines kopflosen Kindes wieder eine Stufenfolge bilden zwischen den einfachen und Zwillingsgeburten; so dass ein ganzes und ein viertels Kind, dann ein ganzes und ein halbes Kind, ferner ein ganzes und ein $^2/_3$ Kind u. s. w. und endlich 2 Kinder gezeugt werden« (p. 105).

J. GEOFFROY ST. HILAIRE[1]) theilt die Acephalen in 3 Genera: Acephalen, Peracephalen und Mylacephalen. Das erste Genus, die Acephalen im engeren Sinne, entbehren, während der Rumpf in der Regel gut ausgebildet ist, selten des Kopfes vollständig, sondern man findet unter der Haut nicht bloss eine Halswirbelsäule, sondern selbst einige Kopfknöchelchen. Ein oder beide Brustglieder sind vorhanden, doch oft in sehr verkümmerter Weise, wie bei Phocomelie.

Bei den Peracephalen fehlen die Brustglieder vollständig. Der Thorax ist unvollständig oder nicht ausgebildet. Auch hier wie bei den Acephalen kann die den oberen Stumpf bedeckende Haut noch

---

[1]) J. GEOFFROY ST. HILAIRE, Histoire générale et particulière des Anomalies de l'organisation. T. II. Chap. X, XI.

Digitized by Google

Haare tragen. Die haartragende Hautstelle kann auch näher gegen den Nabel herabrücken. In einer grossen Zahl von Fällen finden sich eine grosse Menge von Vorsprüngen, Läppchen und Furchen der Haut, besonders in der unteren Bauchwand, oder den unteren Extremitäten. Begreiflicherweise zeigt der Körper eine bedeutende Verkürzung; oft scheint er nur aus dem Becken und den unteren Extremitäten zu bestehen. St. Hilaire erwähnt Fälle von Ruminantiern; es sind auch hier Doppelschwangerschaften gewesen, welche das Monstrum hervorbrachten. Auch bei den äussersten Graden können Kopfrudimente gefunden werden. Die Mylacephalen (Molenacephalen) sind in ihrer Form unregelmässiger, die Gliedmassen unvollständig oder fehlend. Acephalen sind nicht, nach ihm, immer Acardiaci, beides sind keine Synonyma. In seltenen Fällen ist ein Herz vorhanden.

Die allgemeine Geschichte der Acephalen, ihrer Beziehungen und Organisation hält St. Hilaire für einen der schwierigsten Gegenstände der Teratologie, der nach Ursachen und Entwicklung noch mehr oder weniger verborgen liege. Alle Thatsachen stellen sich ihm in dieser oft als Paradoxa betrachteten Familie mit einem so ungewöhnlichen Charakter und unter so neuen Bedingungen dar, dass er neue Ideen zu ihrem Verständniss unumgänglich erforderlich hält. Auf der einen Seite zeige sich in ihnen eine fast unendliche Variabilität in ihrer Organisation und besonders in der Bildung der wichtigsten, für das Leben nothwendigsten Organe; auf der anderen Seite eine grosse Einförmigkeit in den Umständen ihrer Geburt und ihres Todes. Hierin scheint ihm ein Widerspruch zu liegen. Denn Gleichförmigkeit der Geburt und des Todes stehen in einem inneren Zusammenhang mit der Beschaffenheit der Organisation und so sollte man auch diese für gleichförmig halten! Dieser Widerspruch scheint sich ihm zu lösen durch die Annahme, dass es falsch sei, diese Organe, welche ihre Wichtigkeit bei den normalen und anomalen Wesen der höheren Stufen bewahren, auch bei den normalen und anomalen Wesen der niederen Stufen und besonders bei den Acephalen für nothwendig zu halten. Er schlägt darum vor, sie dem menschlichen Typus fremd zu erachten und will ihr Studium denselben Principien unterworfen wissen, welche für die niedere Thierwelt Geltung haben. Die Urbedingungen der embryonalen Organisation erkennt er auch als die Bedingungen der Organisation der niedrigen Thiere: daher die sehr natürliche Aehnlichkeit zwischen beiden.

Als einen noch unterhalb der Organisation der Acephalen ste-

Digitized by Google

henden teratologischen Typus beschreibt endlich St. Hilaire die Familie der Anidei, die schon früher Gurlt[1]) (1832) unter dem Namen Amorphi aufgestellt und charakterisirt hatte. Ihre Form ist so anomal, als sie es sein kann, ohne unbestimmt zu sein. Sie ist schlecht symmetrisch, ovoid, birnförmig, kugelig und viel eher vergleichbarer derjenigen eines radiären Thieres als eines binären Wesens. Der normale Typus der Gestalt ist hier also mehr als alterirt, er ist verschwunden und man würde vergeblich versuchen, die Art der Familie des Thieres zu bestimmen, von dem es geboren wurde. Nichts destoweniger kann ein solches Wesen an Regularität die Gestalt eines Mylacephalen übertreffen. Die innere Organisation steht im Verhältniss zur äusseren Form und auch hierfür ist das Analogon bei den Radiaten zu suchen. Keine Brust, keine Baucheingeweide, selbst kein Darmcanal ist mehr vorhanden; sondern im Innern bloss eine Höhle, welche Bindegewebe, Fett, Serum und einige Blutgefässe enthält. Der Körper ist hiernach nur ein häutiger Beutel, dessen Natur schwer bestimmbar wäre ohne die Gegenwart des Nabelstranges, an dessen Ende er aufgehängt ist. Die Haut ist dick, grösstentheils mit Haaren bedeckt. Knorpel, ein oder einige Knochen machen das ganze Skelet aus. Unter den 4 von St. Hilaire angeführten Anidei waren 3 Zwillingsgeburten, in einem Falle die Verhältnisse der Geburt unbekannt; drei stammten vom Rinde, einer vom Menschen.

Nach Gurlt's früheren und neueren Untersuchungen[1]), die ich hier unmittelbar anschliesse, können die Missgeburten ohne Kopf, ebenso wie die ohne Rumpf, von welchen noch besonders die Rede sein wird, nur als Zwillinge, die mit dem normalen Fötus gemeinschaftliche Eihäute haben, entstehen, weil ihnen das Herz fehlt und das nöthige Blut ihnen durch Vermittelung des Herzens des normalen Fötus zugeführt werden muss. Es ist ihm wahrscheinlich, dass eine Abschnürung des Kopfes durch die zu spät erfolgte Abtrennung von der Keimhaut und durch die später sich bildende Schafhaut erfolgt.

Von Acephalis hat Gurlt neuerdings (seit Herausgabe des 2. Theils seines Lehrbuches der pathologischen Anatomie) 7 Fälle beobachtet, 3 von Schafen, 3 von Ziegen und 1 von der Katze.

Von Amorphus beobachtete er seitdem 11 neue Fälle. 10 sind

---

[1]) Gurlt, Lehrbuch der path. Anatomie 1832, Theil II; und: Ueber thierische Missgeburten, Berlin 1877.

Digitized by Google

als Zwillinge, 1 als Drilling von Kühen und 1 von der Ziege geboren. In einem einzigen Falle bloss waren Theile von Eingeweiden vorhanden: eine kleine Milz und ein einfacher Sack, an dessen Schleimhaut alle 4 Abtheilungen des Wiederkäuermagens erkennbar sind. Vom Pförtner zeigte sich keine Spur, denn der vorhandene Darm fängt geschlossen an und hört so auf.

Von Pseudacormus hat er 5 Fälle gesehen. Alle sind von Kühen zugleich mit einem normalen Kalbe geboren worden. Was letztere betrifft, so beschreibt sie GURLT folgendermassen: An einer haarlosen Stelle ist eine kleine Oeffnung, aus welcher eine kleine Zunge hervorragt und über dieser eine schwache Spur von der Oberlippe erkennbar. Das Aeussere gleicht einem Amorphus globosus, nur ist hier die Bildung von Knochen etwas weiter vorgeschritten. Der als Kopf zu deutende Theil ist vorn schnabelförmig, gespalten und stellt Gesichtstheile vor, der hintere Theil ist hohl, mit einer serösen Haut ausgekleidet und mit Serum gefüllt. Gehirn und Sinnesorgane, mit Ausnahme der Zunge, fehlen. Nerven sind nicht gefunden. Die Wirbelsäule, welche durch ein kurzes Band mit dem unvollkommenen Kopfe verbunden ist, besteht aus einem unregelmässigen Knochen ohne Canal und Rückenmark. Die Mundhöhle geht in einen häutigen, engen Canal, der am Ende geschlossen ist, über. Ein 6″ langer, an beiden Enden geschlossener Darm ist durch ein Gekröse und durch die Blutgefässe mit den Eihäuten des normalen Kalbes verbunden, denn eine eigentliche Nabelschnur ist nicht vorhanden. In einem andern Falle sind die Knochen des Kopfes ziemlich vollständig entwickelt, besonders der Unterkiefer, der auch 4 Schneidezähne enthält, jedoch ist er an der linken Seite an einer Stelle mit dem Oberkiefer verwachsen. Die Halswirbel sind zwar angedeutet, aber auch zu einem Knochenstück verwachsen.

Ueber Acormen (Pseudacormen, Engelsköpfe) hat BARKOW[1]) eine eingehende Studie veröffentlicht. Er charakterisirt solche Bildungen, gestützt auf einen von ihm gesehenen Fall vom Menschen, in folgender Weise. Der Kopf bildet den vorzugsweise entwickelten Theil des Körpers, obwohl partieller Mangel, bedingt durch ursprüngliche unvollständige Ausbildung oder hinzugetretene Krankheit, an ihm vorkommen kann. Die Cutis ist normal, wenn sie nicht partiell in ihrer Entwicklung gehemmt erscheint. Abgesehen von

[1]) BARKOW, Ueber den Pseudacormus, oder den scheinbar rumpflosen Kopf. Breslau 1854.

Digitized by Google

partiellem Mangel sind die Kopfknochen im Wesentlichen entwickelt. Der Rumpf fehlt nur scheinbar. Eine rudimentäre Anlage der Wirbelsäule und der Rippen ist vorhanden. Die Muskeln, namentlich auch die des Rumpfes, fehlen nicht ganz, sind aber wenig gesondert und lassen sich nur theilweise nach ihren Ansatzpunkten und ihrer Lage auf die im normalen Zustande vorhandenen zurückführen. Die Sinnesorgane, Augen, Ohren, Nase, Mund mit Zunge und ein mehr oder minder ausgebildeter, grösstentheils in einem besonderen Bauchfell ausserhalb des Rumpfes liegender Tractus cibarius sind vorhanden. Gehirn, Rückenmark, Nerven sind theilweise entwickelt. Das Herz fehlt gänzlich. Der Pseudacormus liegt mit einem Zwillings- oder Drillingsbruder in einer gemeinschaftlichen Eihöhle von einem gemeinschaftlichen Amnion und Chorion eingeschlossen. Es fehlt ihm ein besonderer Placentarblutlauf, wenn auch die zu ihm gehenden Blutgefässe aus der Placenta zu entspringen scheinen. Er wird ernährt durch einen Ast der Nabelarterie seines Zwillings oder Drillings, der entweder aus dessen Nabelschnur oder Placenta hervorgeht, sich in die Aorta des Pseudacormus fortsetzt, die sich nach oben in dessen Carotis communis dextra et sinistra spaltet. Die Venae jugulares internae des P. vereinigen sich zur V. cava superior, deren Fortsetzung als V. cava inferior in die V. omphalomesaraica des Zwillings oder Drillings übergeht. Diese Vene verschwindet nicht, obgleich die Nabelblase und Nabelgekrösarterie untergegangen sind, sondern führt das vom Pseudacormus zurückfliessende Blut direct in die Pfortader des grösseren Fötus. Der P., obgleich vorzugsweise Kopf, enthält ein kohlenstoffreicheres Blut als der Kopf des normalen Fötus. In einem Systeme der Missbildungen muss dem P. unter den Missgeburten mit Mangel eine Hauptstelle zu Theil werden. Aus dem Amorphus geht nach BARKOW bei vollständiger Bildung einerseits der Acephalus und im Gegensatze zu diesem andererseits der Pseudacormus hervor.

Ueber Amorphen spricht sich FÖRSTER[1]) folgendermassen aus: Diese nicht lebensfähige Missbildung kommt selten vor und wurde stets zugleich mit einem regelmässig entwickelten Zwilling beobachtet, durch dessen Gegenwart und Druck jedenfalls die Entwicklung des andern Zwillings so gehemmt wurde, dass es bei ihm nur zur Bildung dieser unförmlichen Masse kommen konnte. Auch der Acormus kommt nur neben einem Zwilling vor, ebenso der Acephalus.

---

[1]) FÖRSTER, Pathologische Anatomie, 1855. — Die Missbildungen des Menschen. Jena 1865.

Digitized by Google

Aehnliche Ansicht entwickelte schon früher BISCHOFF[1]). Den Ursprung der Acephalen leitet er indessen vermuthungsweise nicht ausschliesslich von einer Zerstörung und Beeinträchtigung des Keimes durch den normalen Zwillingsbruder ab, sondern auch von früher Wassersucht des Medullarrohrs und Zerstörung desselben, besonders der Gehirnbläschen. Trotz der grossen Mannigfaltigkeit in der Erscheinungsweise der Acephalen findet er gleichwohl eine gewisse Uebereinstimmung und etwas Gesetzmässiges, in Folge dessen mit dem Fehlen eines Theils meistens auch das Fehlen eines andern verknüpft ist. So hebt er hervor, dass mit dem Mangel des Gehirnes fast immer auch das Herz, meist auch die Lungen, Leber, Milz und Pancreas, sehr oft auch die Nieren und Nebennieren fehlen, was auf gewisse Bildungsgesetze hinweise.

Die Acardiaci bilden nach CLAUDIUS[2]) eine scharfbegrenzte Gruppe von Bildungen, welche stets mit einer gesunden Frucht verbunden als Zwillingsgeburten vorkommen, mit welchen sie gleiches Geschlecht haben. Constant fehlt bei gleichzeitiger Fissura sterni das Herz und kommt nie der ganze Körper zur Entwicklung. Bezüglich der Menge der zur Ausbildung gekommenen Körpertheile findet ein Gegensatz statt zwischen der oberen und unteren Körperhälfte; je mehr die untere ausgebildet ist, desto weniger ist es die obere. Die einen sind die äusserst seltenen Acormi, die andern die gewöhnliche Form, die Acephalen. Die äussere Form wird meistens durch starke Wucherung fibrillären Bindegewebes verändert, welches zuweilen alle Höhlen des Rumpfes ausfüllt und denselben so umwuchert, dass ein formloser Klumpen, der an einer Stelle eine Nabelschnur trägt, entsteht, GURLT's Amorphus.

Alle drei Formen bilden die Species der Acardiaci, in welchen das Herz untergegangen ist. Die Beckengegend erscheint als Centrum, von wo aus die Entwicklung nach oben und unten fortschreitet, wobei seitliche Asymmetrien die Regel bilden. Da die Spaltung der Brust, ohne dass immer eine Spaltung des Bauches damit verbunden wäre, regelmässig vorkommt, so bringt CLAUDIUS diesen Process mit der Entwicklung der ganzen Missbildung in unmittelbaren Zusammenhang.

Arterien und Venen befinden sich nach diesem Forscher auf

---

[1]) BISCHOFF, Artikel Missbildungen in R. WAGNER's Handwörterbuch der Physiologie.

[2]) CLAUDIUS, die Entwicklung der herzlosen Missgeburten, Kiel 1859.

Digitized by Google

derjenigen Entwicklungsstufe, in welcher sie bei Einleitung des Placentarkreislaufes stehen. Ist eine Halswirbelsäule vorhanden, so treten Gefässe nach oben, welche durch ihre querverlaufenden Aeste an die Kiemengefässe erinnern. Es gibt einen oder zwei Hauptvenenstämme, welche zu einer oder zu beiden Seiten der Aorta längs der Wirbelsäule emporsteigen. Am Becken treten sie in einen grossen venösen Bogen ein, welcher die beiden Iliacae communes verbindet. Diese trennen sich in Crurales und Hypogastricae, in welche letztere die Nabelvenen, eine oder nicht selten zwei an Zahl, einmünden. Jene Hauptvenenstämme sind nicht für Cavae zu halten, sondern für die Vorläufer der Azygos und Hemiazygos, d. i. die Cardinal- und Jugularvenen. Mit der Elision des Herzens sind die beiden Ductus Cuvieri geschwunden.

Der Kreislauf ist nun nach CLAUDIUS, wie schon H. MECKEL[1]) andeutungsweise gesehen, CAZEAU[2]) in bestimmter Weise gefunden hatte, der folgende. Es findet sich bei den Zwillingen, deren einer herzlos ist, höchst wahrscheinlich immer (H. MECKEL) ein Chorion, in den meisten Fällen zwei, zuweilen auch ein Amnion. Die Placenta ist gemeinschaftlich oder vielmehr gehört ihr ganzes Capillarsystem nur dem gesunden Fötus an, während zwei starke Gefässe, eine Arterie und eine Vene aus dem Nabelstrang des Gesunden durch die Placenta nach der Insertionsstelle des Nabelstranges der Missbildung ziehen und dort in denselben übergehen. Das Blut fliesst also in der Nabelarterie des Acardiacus in umgekehrter Richtung, von der Placenta aus in den Körper. An der Abgangsstelle der Hypogastrica theilt sich der Strom, die eine Hälfte geht nach abwärts, die andere nach aufwärts durch die Iliaca communis in die Aorta. Von den Venen sind es die Cardinalvenen bis zum Abgang der Nabelvenen, welche einen umgekehrten, peripherisch gerichteten Strom enthalten. Die Acardiacus-Placenta ist gewöhnlich anfangs doppelt; indem aber bald nach der Vereinigung alles Blut nur aus den Arterien eines Nabelstranges kommt, strecken sich bei dem Wachsthum der Placenta auch die Aeste des andern in der Richtung des eintretenden Blutstroms. Wenn aber durch eine Verirrung die Allantois des einen auf den Nabelstrang des andern trifft, so kommt

---

[1]) H. MECKEL, über die Verhältnisse des Geschlechts, MÜLLER's Archiv 1850.

[2]) CAZEAU, description d'un monstre péracéphale, mémoire de la société de biologie. T. III. 1851.

Digitized by Google

es nicht zur Placentarbildung, sondern es entstehen die sogenannten gegabelten Nabelstränge.

Die Frage aufwerfend, ob ein Acardiacus schon vor der Entwicklung der Placenta missbildet gewesen sei, antwortet CLAUDIUS, was das Herz betrifft, verneinend: der Acardiacus muss bis zur Zeit der Placentarbildung ein vollkommen functionirendes Herz gehabt haben, weil sich eine normale Allantois, ein normaler Nabelstrang und anfangs eine normale Placenta gebildet haben. Und was die übrigen Organe betrifft, so tritt CLAUDIUS gleichfalls für deren anfängliche Integrität ein. Er nimmt an, dass zwei gesunde Embryonen in zwei dicht nebeneinanderliegenden Eiern, oder vielmehr innerhalb eines Eies (wie er sich pag. 20 selbst corrigirt) zur normalen Zeit ihre Allantoiden nahe aneinander an die Innenseite ihres Chorion ansetzen; dass auf den sich entwickelnden Placenten zwei Arterien zufällig gerade einander entgegenwachsen, sich berühren und ineinander öffnen durch Vermittelung capillarer Sprossen, die sich rasch erweitern. Die sie begleitenden Venen thun dasselbe. Die Folgen sind, dass die von beiden Herzen fortbewegten Blutsäulen in der Mitte des Weges aufeinanderstossen, Hemmung und Rückstauung bewirken. Das eine Herz wird endlich überwältigt, steht stille und atrophirt endlich, mit ihm die rudimentären Lungen. Die Fissura sterni ist eine Folge der in den letzten Stadien der Herzthätigkeit in den Brustorganen des Acardiacus stattfindenden Congestion. Da aber weiterhin weniger Blut in die Aorta des Acardiacus eintritt, als sie normal erhält, so muss sie sich auf ein kleineres Lumen zusammenziehen. So werden in keinem Fall alle Gefässe seines Körpers mit dem normalen Quantum Blut versorgt, einige erhalten vielmehr keines, andere desto mehr. Die Arterien werden mehr Blut erhalten, in welche das Blut in normaler Richtung einströmt, als die, welchen es in umgekehrter Richtung zufliesst. Je näher ausserdem ein Gefäss der Eintrittsstelle der Nabelarterie in die Hypogastrica liegt, um so leichter wird es Blut erhalten müssen. Das Dritte ist die Weite der Seitenäste selbst. So liegen die Verhältnisse am günstigsten zur Ausbildung der eigentlichen Acephalen. Obliteriren dagegen die Beinarterien, Nierenarterien u. s. w. aus irgend einem Grunde, so erhält der Blutstrom eine grössere Kraft nach oben, es entwickelt sich nur der Kopf, und der Acephalus wird ein Acormus. Auch die Amorphi finden, da Gerinnsel in jedes beliebige Gefäss gerathen können, auf diese Weise eine mechanische Erklärung. Die zu Grunde liegende Kreislaufstörung tritt bei dem Menschen im zwei-

Digitized by Google

ten und Anfang des dritten Monats ein und ihre Ursache sind die erwähnten Placentaranastomosen der beiden Embryonen. Die Gleichgeschlechtigkeit der beiden letzteren erklärt CLAUDIUS aus der Gleichheit des sie ernährenden Blutes.

Unter 112 Acardiacis, deren Untersuchung oder Beschreibung ihm zu Gebote stand, befanden sich 5 Acormi, 18 Amorphi, oder Mylacephalen; die übrigen sind gewöhnliche Acephalen. Ungefähr 22 zeigten äusserlich obere Extremitäten in grösserer oder geringerer Vollkommenheit. Unter 96 Acephalen zeigten 13 Stück Rudimente des Schädels. Unter 52 Acardiacis war das Nervensystem in 35 Fällen als Rückenmark und peripherisches Nervensystem vorhanden, in 13 Fällen fehlte es völlig, viermal wurden peripherische Nerven ohne Rückenmark angeführt. Von 99 Acephalen waren 35 männlich, 33 weiblich, 31 ohne Geschlecht.

Die von CLAUDIUS aufgestellte Theorie der Entwicklung der Acephalen u. s. w. hat sich zahlreiche Anhänger erworben und sie gilt als die am besten begründete. Bevor sie jedoch auf ihre Grundlagen geprüft werden soll, mögen die übrigen Bearbeitungen über diesen Gegenstand Erwähnung finden. So wurde erst jüngst von SCHENK und BLANCHARD[1]) ein menschlicher Acephale beschrieben und auf Schnitten untersucht. Von diesem sei nur bemerkt, dass er nicht einer Zwillingsschwangerschaft entsprang, sondern isolirt sich bis zu einer gewissen Ausbildungstufe entwickelt hatte.

Während die bisher aufgezählten Arbeiten den Menschen und die Säugethiere zum Ausgangspunkte nehmen, stützen sich die zunächst zu betrachtenden wesentlich auf die Missbildungen des Hühnchens. Es macht sich auch gegenüber den vorausgenannten noch der Unterschied geltend, dass sie Gelegenheit erhalten und theilweise benützen, frühere Stufen der in Rede stehenden Monstra zu beobachten und zur Grundlage ihres Urtheils zu machen. Ganz allmälig brach sich damit ein richtigeres Urtheil über die Bedeutung des Herzens für die Entwicklung von Missbildungen Bahn, obwohl dasselbe keineswegs bei allen Teratologen Anerkennung gefunden hat. Dies kann nicht Wunder nehmen, wenn wir bedenken, welche ausserordentliche Rolle dem Herzen schon in den frühesten Anfängen der embryologischen Wissenschaft für die normale Entwicklung zugeschrieben wurde und welche Gewalt dieser Gedanke auch in der

[1]) SCHENK, Mittheilungen aus dem embryolog. Institute zu Wien, Heft 3. 1878.

Digitized by Google

Folge ausübte. Sehen wir doch, dass noch HALLER[1]) höchst befangene Anschauungen über die Bedeutung des Herzens in der Entwicklung hatte, wenn er den Satz ausspricht: »Cor in rudimentis ex primis perficitur, ante cor nulla pars vivit.« Nahm er doch an, dass die ganze von ihm behauptete Evolution des Embryo aus seiner Minimalform hauptsächlich von den Pulsationen des Herzens abhänge. Ja schon ehe die Evolution anfängt, soll das Herz in dem Keime die Säfte umtreiben. Es soll die Trennung des Eies aus dem Eierstocke und die Bewegung durch die Muttertrompeten bewirken. Die Evolution fange an, indem der feinere und riechbare Theil des Samens das Herz des Keimes zu stärkeren Bewegungen und zum lebhaften Umtrieb der Säfte bewege.

Fand doch selbst C. FR. WOLFF[2]) den Charakter des Thieres im Herzen und hielt diejenigen Thiere fast nur für Gewächse, die kein Herz besitzen.

So lässt sich unschwer ermessen, welches Aufsehen allmälig Beobachtungen erregen mussten, die den Mangel eines Herzens bei gewissen Missbildungen constatirten. Schon GOELLER[3]) hatte 1683 einen solchen Fall von Herzmangel gesehen und ihn gegen ARISTOTELES' Lehre zu verwerthen gewusst. Es folgten darauf die Beobachtungen von VOGLI, BÉCLARD[4]), welcher letztere, schon 1817, den Mangel des Herzens als einen allgemeinen Charakter der Acephalen bezeichnete. Die Erfahrungen von TIEDEMANN und seine Auffassung von der Circulation des Blutes in den Acephalen wurden bereits angeführt. CAZEAU und CLAUDIUS endlich deckten den wahren Sachverhalt in der Ernährungsweise der Acephalen auf, theilweise auch ihre Entstehung. Der Kampf zweier normalen Herzen, eingeleitet durch Anastomosen der Nabelgefässe auf der Placenta, beendigt durch das Unterliegen des einen Herzens. ist nach des Letzteren Annahme die Ursache der Entstehung von Acephalen. CLAUDIUS aber stellte seine Theorie auf unter der Herrschaft des Vorurtheils, dass Acephalen nicht anders denn als Zwillingsgeburten zur Ausbildung

[1]) HALLER, opera minora. T. II., pag. 195, 35, 196. — Elementa physiologiae T. I. pag. 152, 154.

[2]) C. F. WOLFF, Theorie der Generation, Berlin 1764.

[3]) GOELLER, Abortus humani monstrosi historia, in den Ephem. naturae curiosorum, 1683.

[4]) BÉCLARD, mémoire sur les acéphales (Bulletins de la fac. de Méd. de Paris, 1815, 1817).

Digitized by Google

kommen können. Sowie aber entschieden ist, dass Acephalen auch solitär vorkommen, so bedarf es weder einer Anastomose der Nabelgefässe auf der Placenta, noch des Kampfes zweier Herzen, um einen Acephalus zu Stande zu bringen und der letztere Modus der Entstehung könnte im besten Falle nur einer sein, während noch andere Möglichkeiten gegeben sein müssen. Ohne indessen schon jetzt die bisher genannten Theorien im Einzelnen beurtheilen zu wollen, sei von den noch hervorzuhebenden Untersuchungen eine Stelle bei DARESTE [1]) mitgetheilt, welche dem Herzen richtigere Bedeutung bei der Entstehung der Monstra beilegt:

»Die Arbeiten der Embryologen haben die Fremdartigkeit der Thatsache der Abwesenheit des Herzens beträchtlich vermindert. Dieses Organ ist nicht dasjenige, welches sich zuerst bildet und die andern alle hervorbringt. Es erscheint erst zu einer gewissen Zeit des embryonalen Lebens, nachdem die cerebrospinale Achse schon vollständig angelegt ist. So begreift es sich, dass seine Anlage unterbleiben, oder doch, dass es im rudimentären Zustande stehen bleiben kann. Es kann von Entwicklungshemmungen betroffen werden, ebensogut wie alle andern Theile des Organismus. Gleichwohl ist die Rolle des Herzens selbst im embryonalen Leben eine beträchtliche, da es das Bewegungsorgan des Kreislaufs ist. — Die Abwesenheit des Herzens hat also zum Ergebniss, zu einer bestimmten Zeit die Entwicklung des Embryo aufzuhalten und rasch dessen Tod herbeizuführen, ausser wenn sie ersetzt wird durch die Dazwischenkunft einer besonderen physiologischen Bedingung, die Zwillingsbildung.«

Weit entfernt also, Zwillingsbildung für die Ursache der Acephalen zu halten, erscheint sie DARESTE vielmehr als das Mittel, einen Acephalus am Leben zu erhalten, da dieser ohne Dazwischenkunft dieser Bedingung bald nach seiner Entstehung zu Grunde gegangen wäre [2]).

Die zunächst sich anknüpfende Frage, welches denn die Ursache der Acephalie sei, beantwortet DARESTE damit, dass er daran er-

---

[1]) DARESTE, Recherches sur la production artificielle des monstruosités, Paris 1877. pag. 312.

[2]) Or il resulte de mes recherches que si la gemellité joue un grand rôle dans l'existence des monstres omphalosites à une certaine epoque de leur vie, elle est entièrement étrangère à leur origine. Les monstres omphalosites peuvent se constituer isolément, comme les monstres autosites; mais ils ne peuvent continuer à vivre que dans le cas de gemellité (l. c. 315).

Digitized by Google

innert, der Embryo könne vor der Bildung des Herzens von allgemeinen oder theilweisen Störungen betroffen werden. In Folge dieser Entwicklungshemmungen könne auch das Herz vollständig ausfallen. In andern Fällen fange es an sich zu bilden, bleibe aber auf irgend einer Stufe stehen und setze sich durch seine Höhlen nicht in Verbindung mit dem Gefässkranze des Gefässblattes; so müsse der Embryo eines frühen Todes sterben. Dieser Todesursache könne er nur entgehen, wenn er Gefässverbindungen mit einem wohlgebildeten Zwillingsbruder eingegangen hat.

Oefters ist es ihm zufolge seiner Angabe gelungen, Omphalositen beim Hühnchen auf dem Wege der Ausbildung anzutreffen. Auch hat er Fälle beobachtet, in welchen der ganze Fruchthof einen Kranz von gefüllten Blutgefässen zeigte, ohne einen bewegenden Apparat. Er glaubt annehmen zu können, dass von solchen Bildungen die Amorphi (Anidei) abstammen, wenn sie mit Zwillingsbildung zusammentreffen.

Der Omphalosit ist ihm in Wirklichkeit nur eine Dependenz seines Zwillingsbruders, genau wie ein Parasit bei den Doppelmonstra. »Diese beiden Organismen haben durchaus gleiche Natur und leben auf dieselbe Weise. Es gibt keinen Unterschied als in der Art der Vereinigung: mittelbar im ersteren Fall, unmittelbar im zweiten« (pag. 317).

Ausser den drei von G. St. Hilaire erwähnten Formen von Omphalositen beschreibt Dareste zwei weitere, davon eine, von ihm Cephaliden genannt, unsere Acormi darstellt, während die andere, Heteroiden, durch einen rudimentären Kopf und Schweif charakterisirt ist, die durch eine den Amorphis ähnliche Masse von einander getrennt sind. Von letzterer Form hat er einen Fall am Kalbe beobachtet (pag. 320).

In einem Falle vom Hühnchen sah er, während das Medullarrohr im Bereiche des Rumpfes ausgebildet war, den Kopf noch auf dem Stadium des Kopffortsatzes, ohne Spur einer Primitivfurche. Er glaubt, dass dieses Monstrum, wenn es sich weiter entwickelt hätte, den Typus der Acephalen realisirt haben würde.

Andrerseits sah er den Kopf allein sich constituiren, während der Primitivstreifen weder die Medullarfurche, noch die Primitivrinne erkennen liess. Er erinnert hierbei an den Fall von J. Müller, in welchem der (menschliche) Kopf durch Gefässe mit dem Nabelstrang des wohl gebildeten Embryo zusammenhing, und nimmt an, dass sich dieser Kopf mit Hülfe des Dotterkreislaufes entwickelt habe.

Digitized by Google

Es ist nicht nothwendig, die Anschauungen von DARESTE über Keimblätterbildung und über die Einzelnheiten der Embryonalentwicklung ausführlicher hier zu beleuchten. Entsprechen jene auch nicht durchgängig den Erfahrungen der meisten übrigen Embryologen, so lässt sich gleichwohl leicht erkennen, dass er seinem eigentlichen Stoffe mit grosser Unbefangenheit gegenübersteht. Auch ist hervorzuheben, dass er auf LEREBOULLET's Untersuchungen über die Monstrositäten der Knochenfische mehr Rücksicht nimmt, als einer der übrigen Teratologen.

Wie DARESTE, so hat auch PANUM[1]) eine grosse Zahl teratologischer Arbeiten geliefert. Der letztere betrachtet die angeborenen Missbildungen überhaupt als Resultate von Experimenten, welche über die Entwicklung, das Wachsthum und die Ernährung der Gewebe und Organe von der Natur selbst eingeleitet wurden und welche »unter den allereinfachsten Versuchsbedingungen« durchgeführt worden sind. Letzteres insofern als das fötale Leben einfachere Ernährungsverhältnisse zeigt, als das vollkommen entwickelte Thier.

Nach einem Hinweise auf die Fähigkeit des Wachsthums und der Entwicklung von Fötussen, welchen Gehirn, Medulla oblongata und grosse Strecken des Rückenmarkes ganz oder bis auf einen kleinen Rest durch Hydrocephalie und Spina bifida zerstört waren, wendet sich PANUM den Acardiacis zu. Es ist ihm unzweifelhaft, dass die totale Umkehr des Kreislaufs in dem einen der Zwillinge eine Veränderung in der Blutvertheilung zur Folge haben muss, wodurch einige Theile spärlicher, andre reichlicher mit Blut versehen werden, nichts destoweniger hält er die Umkehrung des Kreislaufs nicht für den wesentlichen Grund der bedeutenden und umfassenden Bildungsfehler, welche so oft bei den Acephalis auch in den andern Theilen des Körpers gefunden werden. Seine Untersuchungen über die Entstehung der Missbildungen, zunächst in den Eiern der Vögel, haben ihm vielmehr gezeigt, dass diejenigen Missbildungen, bei welchen eine Umgestaltung der ganzen Körperform oder eine Molenbildung vorhanden ist, in der allerersten Periode der Entwicklung durch Erkrankung (Entzündung) der Anlage des Embryo entstehen, und dass man durch Abkühlung und andre äussere Schädlichkeiten, welche das Ei während der 3 ersten Tage der Bebrütung

---

[1]) PANUM, Untersuchungen über die Entstehung der Missbildungen, zunächst in den Eiern der Vögel, Berlin 1860. — Beiträge zur Kenntniss der physiologischen Bedeutung der Missbildungen in VIRCHOW's Archiv. Bd. 72, 1878.

Digitized by Google

treffen, in der Regel solche Molenbildungen oder Zerstörung der ganzen Körperform hervorbringt, wobei die Eihäute erhalten sein können. Dieselbe Ursache, in einem späteren Stadium wirksam, bringt dagegen nur mehr localisirte Bildungsfehler der gerade in ihrer ersten Ausbildung befindlichen Organe hervor. Aehnliche Beobachtungen machte er an Abortiveiern beim Menschen, deren Eihäute im Verhältniss zum geringen Umfang der molenartig degenerirten Embryen sehr umfangreich und weit entwickelt waren. Solche Molen gehen frühzeitig zu Grunde und werden ausgestossen, ausser wenn durch Vermittlung eines gesunden Zwillings ein Kreislauf unterhalten wird, in welchem Falle die verschiedenen Gewebekeime zu sehr ungleichen Graden der Ausbildung gelangen können. Er glaubt, es könne vorkommen, dass Reste eines einzigen Gewebekeimes sich selbständig fortentwickeln und fortwachsen können, selbst nachdem alle andern Gewebe- und Organkeime des Fötus zu Grunde gegangen sind. Die pathologischen Cysten- oder Traubenmolen hält Panum in üblicher Weise für pathologisch veränderte oder eigenthümlich entwickelte Eihäute, deren Fötus zu Grunde gegangen. Solche Molen können sich zu einem hohen Grade entwickeln, ohne dass ein anderer Fötus vorhanden ist.

In jüngster Zeit endlich unterwarf Ahlfeld [1]) die genannten Formstörungen einer Untersuchung in der Absicht, die Theorie von Claudius einer Revision zu unterwerfen. Seine Grundlage bilden menschliche Früchte. Er lässt die Acardiaci hervorgehen aus zwei in einem Ei enthaltenen, anfänglich normalen Embryonen. Hierauf kommt es zur Verwachsung der Allantoiden mit ihren bekannten Folgen. Genauer als von seinen Vorgängern werden von ihm die verschiedenen Möglichkeiten dieser Verwachsung in das Auge gefasst. Er geht dabei von der Annahme aus, dass die Allantois mit allen ihren Schichten sich über die Serosa ausbreitet. Hat sich die eine Allantois bereits vollständig ausgebreitet, so bleibt der anderen kein Platz an der Serosa; sie breitet sich dann allein an der ersten Allantois aus, wodurch ein reiner Allantoisparasit gebildet wird. In anderen Fällen gibt es Zwischenstufen. Nicht ein Gefäss öffnet sich bei der Verwachsung in das andre, sondern sehr viele Gefässe öffnen sich in einander, was ohne Zweifel richtig ist. Er hebt diejenigen, in der älteren und neueren Literatur bekannt

[1]) Ahlfeld, Beitrag zur Lehre von den Zwillingen, Archiv für Gynäkologie, Bd. XIV, Heft 3.

Digitized by Google

gewordenen Fälle hervor, in welchen der Acardiacus sowohl nach seiner äusseren Form, als nach der Ausbildung seiner inneren Organe eine ziemlich vollständige Entwicklung des Gesammtkörpers erreichte und bezeichnet diese Form als Acardiacus anceps. Wenn AHLFELD von seiner Untersuchung sagt: »Die Vermuthungen, die ich vorzubringen gedenke, haben nur sehr geringe anatomische Grundlage«, — so trifft ein hieraus etwa abzuleitender Vorwurf weniger ihn als die Sache; insofern es bei der Natur des von ihm gewählten Objectes schwierig ist über Vermuthungen in diesem Gebiete hinauszukommen.

Mit dem Uebergange auf die bisherigen Untersuchungen der einfachen Missbildungen der Knochenfische scheint der Inhalt des zu Besprechenden plötzlich ein ganz anderer geworden. Denn es tritt sofort deutlich zu Tage, dass hier die Wurzeln der Missbildungen in Angriff genommen und der Beobachtung unterworfen worden sind. So beschreibt LEREBOULLET[1]), der Zeit nach lange vor den zuletzt erwähnten Arbeiten über die Missbildungen des Hühnchens, der Säugethiere und des Menschen, bebrütete Eier vom Hecht, deren Keimring (bourrelet embryogène) einen schmalen, verlängerten Primitivstreifen erzeugt hat, an welchem das Hervorgehen eines, insbesondere in seinem vorderen Leibesabschnitt unvollständigen Embryo gesehen werden konnte; einer Art Acephalen, wie LEREBOULLET sagt. Sie bilden sämmtlich keine Augen aus. Die meisten hatten eine oder zwei Gehörkapseln am vorderen Ende. Einigemal fehlten dieselben gleichfalls. Was das Herz betrifft, so besassen es die einen, die andern nicht. Solche mangelhafte Primitivstreifen konnten einfach oder doppelt an einem Keimring vorkommen. Alle diese Formen stellt LEREBOULLET in eine Kategorie, die sechste der von ihm erhaltenen Missbildungen, zusammen. Seine siebente Kategorie enthält dagegen Embryonen, welche so unvollständig sind als möglich. Hier erzeugt der Keimring keinerlei Keime, behält lange Zeit sein Ansehen und verändert sich nur sehr allmälig. Ist das Dotterloch völlig geschlossen durch die vollständige Zusammenziehung des Keimrings, so geht daraus ein abgerundeter kleiner Knoten hervor, welcher über das Ei vorspringt und mehr und mehr an Dicke oder Höhe gewinnt. Auf einem gewissen Zeitpunkt angelangt, verlängert sich das Knötchen, nimmt die Gestalt eines dünnen Primitivstreifens

[1]) LEREBOULLET, Recherches sur les monstruosités du brochet. Annales des sc. nat., IV. Série, Zoologie, 1853.

Digitized by Google

an und theilt sich der Quere nach in regelmässige Urwirbel, die seine ganze Breite einnehmen. Chorda aber und Medullarrohr fehlen. LEREBOULLET glaubt, dass diese verkümmerten Primitivstreifen nur den Schwanz des Fisches darstellen, wenigstens zumeist, aus zwei Gründen. Schon in der vorigen Reihe entwickelte sich aus einem dünnen Primitivstreifen ein Schweif, welcher durch seine Stärke beträchtlich von der Kleinheit des Körpers und der Abwesenheit des Vorderkopfes abstach. Der zweite beruht auf der regelmässigen Entwicklung des Schweifes. Diese Leibesgegend schien immer aus dem Dotterloch hervorzugehen, d. h. von dem Punkte, wo die Blase sich schliesst. Oft hat LEREBOULLET gesehen, dass die Elemente auf diesem Punkte sich anhäufen, um das schon erwähnte Knötchen zu bilden, aus welchem sich durch Verlängerung der Schwanz entwickelte.

In beiden letzteren Kategorien bemerkte LEREBOULLET öfters die Entwicklung eines unbenutzten Herzsackes, in der Weise, dass er einem zweiten Dotter glich, der dem gewöhnlichen anhing. Immer war diese Erscheinung begleitet von einer beträchtlichen Verlängerung des Herzens, welches darauf atrophirte und in einen langen Strang sich umänderte.

Von bestimmten Fällen sind folgende besonders hervorzuheben: Am 22. April (50 Stunden p. f.) brachte LEREBOULLET 4 Eier auf die Seite, deren Dotterloch sich schon geschlossen hatte. Der Keimring war gross, dick, abgerundet bei den einen, oval bei den andern. Die normalen Eier derselben Befruchtung zeigten bereits ihren Embryo. Drei Stunden später war an dem einen Ei der Keimring unterbrochen und der eine Arm erhob sich als Knötchen. Die drei andern Eier zeigten an dem Orte, wo das Dotterloch sich befand, einen etwas abgeplatteten Hügel, der sich der cylindrischen Form näherte. Am Beginn des vierten Tages zeigte sich der cylindrische Hügel stärker erhaben. Der Keimring des vierten Eies war mit einem sehr kurzen Primitivstreifen versehen, dessen Länge die Dicke des Ringes nicht überstieg. Dieser Primitivstreifen zeigte an seiner Basis eine Primitivrinne, welche sich in den innern Umfang des Ringes fortsetzte. Am fünften Tag begann der Hügel an den drei Eiern sich mit einer hellen Haut zu umgeben. Das vierte Ei zeigte an dem kurzen Primitivstreifen quere Gliederung in dem mittleren Theile; es umgab sich gleichfalls mit einer hellen Hülle. Am siebenten Tage hatten alle drei Hügel einen Primitivstreifen gebildet; sie zeigen mehr oder weniger vollständige Urwirbelgliederung und

Digitized by Google

sind von der erwähnten hellen Haut umgeben, welche in etwas an die Herztasche der Fischembryonen erinnert. Das vierte Ei hat dasselbe Aussehen, doch ist sein Primitivstreifen länger und trägt eine Gehörblase. Das Herz fehlt allen vier Embryonen.

Diese Eier lebten noch acht Tage, zeigten aber keine Besonderheiten weiter, indem die Entwicklung auf dem genannten Punkte stehen blieb. LEREBOULLET hat über 200 Eier dieser Art gesehen.

Gewöhnlich also brachten diese Knötchen nur die hintere Leibesgegend hervor; doch war dies nicht immer der Fall, denn LEREBOULLET glaubt mehrere Fälle beobachtet zu haben, in welchen die Knötchen, welche anscheinend den vorgenannten ähnlich waren, vorgeschritteneren Embryonen den Ursprung gaben.

In Fig. 14 Taf. XL habe ich eine der Abbildungen LEREBOULLET's wiedergegeben. Der Embryo zeigte am 14. Tage nach der Befruchtung den ganzen vorhandenen Leibestheil in Urwirbel getheilt. Jederseits ist ein durchscheinender Randstreifen vorhanden, welcher sich gegen die Enden hin verliert. Ein Herz ist nicht sichtbar. Am 17. Tage wurde der Embryo aus der Hülle genommen. Der vorhandene Leibestheil haftet am Embryo nur in einer sehr kurzen Strecke, was sehr gut sehen lässt, dass derselbe bloss den Schweif des Fisches darstellt. Weder Herz noch Gehörblasen sind vorhanden, aber man erkennt nach LEREBOULLET zwei grosse Brustflossen zur Seite des vorderen Endes des Körpers, die wohl besser als Bauchflossen aufzufassen sein werden.

Aus diesem Ueberblick über die wichtigste Literatur des unserer Untersuchung vorliegenden teratologischen Gebietes dürfte ohne Weiteres klar geworden sein, dass selbst in wesentlichen Dingen eine grosse Verschiedenheit der Auffassungen zur Zeit noch besteht und dass es erneuerter Untersuchungen bedarf, um das Richtige zu erkennen und vom Irrthümlichen sondern zu können. Ich darf nur an die Acephalenfrage erinnern, um dies Bedürfniss deutlich hervortreten zu lassen.

Auf schwachen Füssen steht, wenn die für die nächste Zeit vorliegenden Aufgaben im Ganzen aufgezählt werden sollen, von vornherein die specielle Entwicklungsgeschichte der grossen Formstörungen an und für sich; auf deren immer genauer zu bestimmende Verhältnisse müssen darum neue Untersuchungen ein Hauptgewicht legen. Der zweite Punkt betrifft das Verhältniss der defectiven

Digitized by Google

Monstra zur Gemellität. Ein dritter bezieht sich auf das Verhältniss der defectiven zur normalen Entwicklung. Viertens ist das gegenseitige Verhältniss der defectiven Missbildungen der verschiedenen Wirbelthiere in die Betrachtung zu ziehen; endlich ist auch auf das Verhältniss der defectiven Monstra zum normalen Thierreich der Blick zu richten.

Eine specielle Beurtheilung der verschiedenen im Vorausgehenden entwickelten Anschauungen würde an dieser Stelle noch verfrüht sein; sie wird sich von selbst ergeben, wenn die thatsächlichen Grundlagen in ausreichender Weise haben vorgelegt werden können. Vor Allem besteht also die Aufgabe, dem neu vorzuführenden Material an frühzeitigen Formstörungen unsere Aufmerksamkeit zuzuwenden.

III. Neues Beobachtungsmaterial.

Das Ei ist von seiner ersten epithelialen Anlage an bis zu seiner Reife innerhalb des Eierstockes zahlreichen Störungsmöglichkeiten ausgesetzt. Es gelingt nicht schwer, bei Durchmusterung grösserer Zahlen von Eiern im Eierstocke diese oder jene mehr oder minder bedeutende Anomalie, auf früherer oder späterer Stufe der Reifung aufzufinden. Aber auch wenn das Ei in völlig normaler Weise zur Reife hat gelangen können, so schliesst der Act der Befruchtung die Möglichkeit neuer Gefahren für die normale Entwicklung ein. Verfrühtes, verspätetes, überzähliges Eindringen der Spermatozoen macht sich in dieser Beziehung, wie besonders die Beobachtungen von Fol[1]) gezeigt haben, besonders auffällig geltend. Und endlich kann ein bis dahin normales und normal befruchtetes Ei während seiner weiteren Entwicklung auf jeder Stufe derselben von störenden Einflüssen getroffen werden. Abweichungen von der Norm gelangen beim männlichen Zeugungselement seltener zur Erscheinung; doch ist hier die Beobachtung schwieriger.

Von der Häufigkeit in irgend einem Punkte vorhandener Anomalien überzeugt man sich am leichtesten da, wo grosse Massen von Eiern gleichzeitig zur Befruchtung gelangen, wie bei den Fischen, die zu den folgenden Beobachtungen gewählt wurden.

[1]) Fol, Sur le commencement de l'hénogénie chez divers animaux. Revue Suisse, T. 58, 1878.

Digitized by Google

Es liegt für jetzt nicht in meiner Absicht, die Anomalien der Befruchtung und Furchung zu untersuchen; diese bilden ein besonderes, neben Untersuchungen über normale Befruchtung und Furchung hergehendes Arbeitsfeld. Es war vielmehr vor Allem das Stadium des ersten Auftretens der vorderen Embryonalanlage, dessen verschiedenartige Abweichung von der Norm durch zahlreiche Beobachtungen festgestellt werden sollte. Für diesen Zweck eigneten sich keine Eier besser, als die mit grossen Durchmessern versehenen des Lachses, der Forelle, des Salmlings. Alle diese Eier gestatten zwar nur sehr ungenügend die Beobachtung der Entwicklung am lebenden Object, der geringen Durchsichtigkeit der Eihaut wegen. Man ist vielmehr genöthigt, die Eier auf der gewollten Stufe in einer die Erhaltung der natürlichen Form sichernden Weise zu härten und darauf die Eihaut zu entfernen. Der etwaige nachtheilige Einfluss dieses Umstandes lässt sich jedoch vermeiden durch die Beobachtung der verschiedenen Stadien an verschiedenen Objecten, so dass auch hierdurch fortlaufende Beobachtungsreihen entstehen. Die überwiegenden Vortheile der Verwendung der genannten Fischeier liegen aber darin, dass die den einzelnen Stadien angehörigen Formen theils ihrer Grösse wegen, theils der vorausgehenden Behandlung wegen ausgezeichnet bestimmte Bilder gewähren, die an Deutlichkeit nichts zu wünschen übrig lassen.

Es versteht sich von selbst, dass jedes Mal grössere Summen von Eiern gleichzeitig der erhärtenden Flüssigkeit (Chromsäure von $^1/_4$ bis $^1/_3$ %) übergeben wurden. In dieser verblieben sie bei einmaliger Erneuerung der Flüssigkeit 3 Tage hindurch. Bringt man sie hierauf, nach mehrstündiger Auswaschung mit Wasser, in eine einprocentige Kochsalzlösung, so werden die Hüllen allmälig sehr durchsichtig und die Keimscheibe mit ihren Gebilden tritt schon für das freie Auge mit grosser Schärfe hervor. Die Keimscheibensegmente wurden darauf nebst dem bedeckenden Eihauttheil mit dem Messer abgenommen. So vermag man selbst unter Anwendung von schwachen Vergrösserungen in verhältnissmässig kurzer Zeit sehr viele Eier auf vorhandene Störungen zu prüfen. Die gesammelten Objecte können weiterhin je nach Bedürfniss in verschiedener Weise behandelt werden.

Anomale Keime, die dem Ende der Furchungsperiode angehören, oder über diese Periode auch bei längerer Bebrütungsdauer nicht hinausgelangten, kamen in grosser Zahl zur Beobachtung. Ich erwähne dieselben hier nur beiläufig und begnüge mich damit, in

Digitized by Google

Kürze einige Beispiele aus der sehr mannigfaltigen Formenreihe zu beschreiben. Schon früher wurde von OELLACHER[1]) eine Anzahl von anomalen Forellenkeimen dieser Stufe beobachtet und abgebildet.

A. Anomale Keime, aus der Zeit nach beendeter Furchung.

1) Anomaler Keim vom Lachs. Fig. 1 (V. 11 : 1).

Drei Tage nach künstlicher Befruchtung. Die Form des Keimes ist etwas länglich, die Umrandung unregelmässig durch einzelne grössere Einkerbungen und Vorsprünge. Die Oberfläche zeigt zwei Gruppen grosser Furchungskugeln, welche über die Oberfläche des im Uebrigen normal durchfurchten Keimes stark hervorragen, doch fest mit ihrer Unterlage verbunden sind.

2) Anomaler Keim vom Lachs. Fig. 2 (11 : 1).

Drei Tage nach Befruchtung. Die Keimscheibe fällt auf durch ihre starke Flächenentwicklung bei durchgehender grosser Dünnheit ihrer Substanz; sodann durch ihre ovale Gestalt, sowie durch die Grösse der sie zusammensetzenden Furchungskugeln.

3) Anomaler Keim vom Salmling. Fig. 3 (11 : 1).

Drei Tage nach Befruchtung. Die äussere Begrenzung ist normal. Die Mitte des gleichmässig in Zellen zerlegten Keimes zeigt eine rundliche, mit ausgenagten Rändern versehene Grube, deren rauher Boden von denselben Zellenformen gebildet ist, welche den die Grube umschliessenden Wall zusammensetzen

B. Mangelhafte Ausbildung des Keimrings.

Schon das Beispiel von Figur 2 kann in dieser Beziehung angeführt werden, indem hier ein dünnes Mittelfeld von einem dicken Randtheil bei weiterer Entwicklung sich nicht hätte sondern können. Hierher gehört jedoch insbesondere eine Gruppe von Fällen, in welchen ein Keimring, obwohl die Keimscheibe sich bis in die Nähe des Aequators der Dotterkugel, oder bis zu letzterem, oder schliesslich über denselben hinaus bis zum entgegengesetzten Eipole ausgebreitet hatte, um das Dotterloch zu verschliessen, als Verdickung gegen das dünne Mittelfeld entweder gerade nur noch angedeutet war oder gänzlich fehlte. Der Keimring musste in solchen Fällen entweder von Anfang an schwach entwickelt gewesen sein, oder sich nicht

[1]) OELLACHER, Entwicklung der Knochenfische, Zeitschrift für w. Zoologie Bd. XXII, 1873.

Digitized by Google

ausgebildet haben oder er konnte sich an der allmäligen Umwachsung der Dotterkugel erschöpft haben, während zugleich der von ihm zu leistende Theil der totalen Embryonalanlage schwach entwickelt war oder fehlte. Mangelhafte Ausbildung des Keimrings fällt immer zusammen mit mangelhafter Entwicklung eines Theiles der totalen Embryonalanlage, da jener die Substanz eines grossen Theiles der totalen Embryonalanlage enthält, in welcher Beziehung auf die normale Entwicklungsgeschichte zu verweisen ist. Anomale Ausbildung des Keimrings kehrt daher wieder bei der speciellen Schilderung verschiedener Stufen mangelhaft ausgebildeter Embryonalanlage. Es ergibt sich aber zugleich, dass er anomal stark sein könne, wenn er eben die Leistung des ihm zugehörigen Theils der Embryonalanlage nur unvollständig übernahm, ohne ursprünglich schwach gewesen zu sein. Man vergleiche in dieser Beziehung die alsbald unter C, Fig. 12 und 13 zu beschreibenden Anomalien vom Hecht.

Bezüglich der Formen mangelhaft ausgebildeter Keimscheiben von grösserem Durchmesser ist noch zu bemerken, dass, wie schon in der kleinen Keimscheibe von Figur 2 eine unregelmässige Begrenzung vorhanden ist, so auch bei grösseren Keimscheiben und insbesondere solchen mit mangelhaft ausgebildetem Keimring, eckige, verzogene, gelappte Formen nicht selten wahrgenommen wurden.

C. Mangelhafte vordere, mittlere, hintere Embryonalanlage.

Um die verschiedenen in diese Gruppe gehörigen defectiven Bildungen besser beurtheilen zu können, ist in Figur 4 Taf. XXXIX eine normale vordere Embryonalanlage vom Lachs bei elffacher Vergrösserung dargestellt worden. Dieselbe Vergrösserung haben die übrigen Figuren dieser Tafel, so dass eine unmittelbare Vergleichung der verschiedenen Embryonalanlagen geschehen kann. Eine normale totale Embryonalanlage vom Hecht findet sich in Figur 15. Vordere Embryonalanlage bedeutet die Anlage des Kopfes, hintere die des Schwanztheils, vom Blastostomion (Rest des Dotterloches) an gerechnet, mittlere die Anlage des zwischen beiden liegenden Rumpftheiles des Embryo.

1) Mangelhafte vordere Embryonalanlage vom Lachs. Fig. 5 (11 : 1).

Zehn Tage nach Befruchtung. Statt der normalen vorderen Embryonalanlage erkennt man am Keimringe (*kr*) einen schwachen

Digitized by Google

und kurzen, vorn abgerundeten Substanzvorsprung in das dünne Mittelfeld (*bl*) der Keimscheibe. An Dicke übertrifft derselbe kaum die zunächst angrenzenden Keimringstrecken, in die er allmälig ausläuft. Irgend eine Modellirung oder Erhebung seiner Oberfläche ist nicht vorhanden.

2) Mangelhafte vordere Embryonalanlage vom Lachs. Fig. 6 (11 : 1).

Zehn Tage nach Befruchtung. An Stelle der vorderen Embryonalanlage zeigt der Keimring eine langgezogene spindelförmige Verbreiterung seiner Substanz, ohne Verdickung derselben. Eine leichte, dem Keimring concentrische Furche theilt den Keimring in einen Aussen- und einen Innentheil.

3) Fehlende vordere Embryonalanlage vom Lachs. Fig. 7 (11 : 1).

16 Tage nach Befruchtung. Der Keimring, welcher in Verbindung mit dem dünnen Mittelfelde des Blastoderm die Dotterkugel bis in die Gegend des Aequators bedeckt, zeigt in seiner Dicke gegenüber dem normalen Verhalten keine auffallende Verschiedenheit, er ist weder dünner noch dicker, noch breiter. Was ihn aber besonders kennzeichnet, das ist der Mangel jeder Spur einer vorderen Embryonalanlage an irgend einer Stelle seiner Peripherie. Der Ring erscheint vielmehr an allen Stellen von vollständig gleicher Beschaffenheit. — Zwei ganz entsprechende Fälle bewahre ich vom Salmling auf.

4) Mangelhafte vordere Embryonalanlage vom Lachs. Fig. 8 (11 : 1).

In diesem und dem folgenden Falle kam es zwar zur Ausbildung einer vorderen Embryonalanlage; doch weicht dieselbe durch verkümmerte Weiterentwicklung von der Norm ab.

16 Tage nach Befruchtung. Die Keimscheibe in Fig. 8 bedeckt einen nur kleinen Theil der Kugeloberfläche, wie die Grösse der Figur zeigt. Sie hat leicht ovale, an beiden Enden etwas zugespitzte Gestalt. Ein Keimring fehlt grösstentheils und ist nur zu beiden Seiten des kleinen, in zwei seitliche Höckerchen getheilten Wulstes *u* deutlich, welcher letztere mit der »Randknospe« einer normalen Anlage wesentlich übereinstimmt, wegen später genauer zu bestimmender Beziehungen aber der Haken, uncus, genannt werden soll. In dem Innern einer sogenannten Randknospe ist nämlich, wie sich zweifellos ergeben wird, die Substanz in Gestalt zweier Doppelhaken von symmetrischer Lagerung angeordnet, worauf in unserm Falle

Digitized by Google

die Gegenwart zweier Höckerchen bestimmt hinweist, während das wirkliche Verhältniss erst in Fällen von Dehiscenz der Leibeshälften sicher gestellt wird, die alsbald zu beschreiben sein werden.

Der Haken läuft vorwärts in einen dünnen Stiel aus, an dessen vorderem Ende sich eine unförmliche vordere Embryonalanlage befindet. Letztere reicht mit ihrem vorderen Ende ungefähr bis zum Centrum der Keimscheibe. Ein grosser rundlicher Hügel (*k*) mit glatter Oberfläche wird durch eine ringförmige Furche von einem schmalen Substanzwalle umgeben, der mit seinem hinteren Rande in den beschriebenen Stiel sich fortsetzt.

5) Mangelhafte vordere Embryonalanlage vom Lachs. Fig. 9 (11 : 1).

16 Tage nach Befruchtung. Die Keimscheibe ist noch weit rudimentärer, als im vorhergehenden Fall, von rundlicher Form, ohne Keimring. Aus ihrer Mitte erhebt sich ein ovaler Knoten mit glatter Oberfläche, der nach der hinteren Seite hin an kleine, papillenartige, unregelmässig gelagerte Erhebungen der Keimscheibe anstösst. Auch letztere entsprechen einem Stück Embryonalanlage.

6) Mangelhafte vordere und mittlere Embryonalanlage vom Hecht. Fig. 12 (22 : 1).

Vier Tage nach Befruchtung. Der Keim befindet sich auf der Stufe der dem Verschlusse des Dotterloches zueilenden Gastrula, nachdem er sich über den grössten Theil der Dotterkugel ausgebreitet hat. Nur ein kleines Stück der Kugeloberfläche (*bs*) ist vom Blastoderm (*bd*) noch unbedeckt. Die noch vorhandene Oeffnung stellt das Blastostomion dar. Letzteres zeigt sich zunächst umsäumt von einem ovalen, dicken Substanzwalle (*kr*), dem zusammengedrängten Keimringe. Die Dicke des letzteren ist an allen Stellen gleichmässig. Sein, das Blastostomion berührender Innenrand erscheint oberflächlich in eine grosse Zahl radiär gestellter Fältchen gelegt, ein Ausdruck der Pressungen, welche die dem Verschluss der Oeffnung zustrebende Substanz des Keimrings hauptsächlich auf diesen Rand ausüben muss. Auf die ausführliche Deutung dieses und aller andern Fälle wird erst späterhin Rücksicht zu nehmen sein; vorerst handelt es sich bloss um die Darlegung des objectiven Untersuchungsmaterials. Zur Vergleichung diene übrigens die in Fig. 15 bei derselben Vergrösserung gegebene normale totale Embryonalanlage desselben Thieres, aus gleicher Entwicklungszeit.

Digitized by Google

7) Mangelhafte vordere und mittlere Embryonalanlage vom Hecht. Fig. 13 (22 : 1).

Vier Tage nach Befruchtung. Der den Keimring (*kr*) tragende Theil des Blastodermgewölbes (*bd*) ward umschnitten, von der Dotterkugel abgehoben und darauf bei durchfallendem Lichte mit dem Prisma gezeichnet, während die übrigen Fälle bei auffallendem Lichte ebenso gezeichnet wurden.

Die Stufe der Ausbildung entspricht fast vollständig der vorherbeschriebenen Anomalie, mit der Ausnahme, dass der Keimring vollständig runde Form hat und das Blastostomion nur mehr eine sehr kleine runde Oeffnung der Blastodermblase darstellt. Auch hier in diesem Falle ist der Keimring an allen Stellen seiner Peripherie von gleicher Stärke.

Um die feinere Beschaffenheit des anomalen Keimrings dieser Eier kennen zu lernen, wurde derjenige von Fall 13 in eine Reihe mikroskopischer Schnitte zerlegt, von welchen zwei in Fig. 16 und 17 abgebildet worden sind. Die Untersuchung ergab Folgendes:

Die Fig. 17 ($^{66}/_{1}$) zeigt einen durch das Blastostomion laufenden Schnitt. Wir sehen daher bei *bs* eine Unterbrechung der beiden Hälften des Keimrings (*kr*), welcher seitlich ununterbrochen in den dünnen Theil des Blastoderm (*bl*) sich fortsetzt. *ds* bezeichnet die Deckschicht des Ectoderm, *ec* letzteres selbst, oder seine innere Lage, wenn *ds* die äussere vorstellt. Der dem Blastostomion nahe Theil des Ectoderm ist von dem unterliegenden Mesoderm (*m*) nicht scharf gesondert. Weiter peripheriewärts dagegen erkennt man das Ectoderm als gesondertes, zum Theil sogar durch einen spaltförmigen Zwischenraum vom Mesoderm geschiedenes Blatt, das sich im Aussentheile des Keimrings rasch verdünnt. Das Mesoderm (*m*) bildet eine im medialen Theil dicke, lateral rasch an Dicke abnehmende Platte, welche in sich selbst keine Sonderung oder Spaltung ihrer Elemente zeigt. Das Entoderm zerfällt in zwei Theile, in ein primäres und secundäres Entoderm. Das primäre Entoderm (*en*) erscheint als eine etwas unsymmetrische, im Mitteltheil im Allgemeinen dickere, seitlich sich verschmächtigende Substanzplatte, welche sich in das Blastostomion hügelförmig vorwölbt. Man erkennt in ihr zahlreiche, grosse Kerne. Zellengrenzen sind nicht wahrnehmbar, während die Platte als Ganzes reinlich sich sowohl von dem Nahrungsdotter, als besonders vom übrigen Keime abhebt. Im Nahrungsdotter finden sich die bekannten grossen und kleinen Kugeln (*d*) weissen Dotters

Digitized by Google

vor. Das secundäre Entoderm (*en'*) besteht aus einer einfachen Lage flächenhaft ausgebreiteter Zellen.

Fig. 16 ($^{66}/_{1}$) stellt einen Schnitt durch denselben Keimring, jenseits des Blastostomion, vor. Man erkennt dieselben Blätter wie in der vorausgehenden Figur und bedürfen diese keiner weiteren Beschreibung. Hervorzuheben ist nur, dass in der Mitte des Schnittes, bei *c*, die dem medialen Theil des Keimrings entspricht, Ectoderm und Mesoderm ohne Differenzirung miteinander zusammenhängen.

Aus diesem mikroskopischen Befunde ergibt sich also die interessante Erscheinung, dass trotz der hochgradigen Anomalie in der Entwicklung der Embryonalanlage eine mit der Norm fast vollständig übereinstimmende Blätterscheidung im Keimring, wie sonst in der eigentlichen Embryonalanlage, sich vollzogen hat. Ja man könnte, wenn man wollte, in der obenerwähnten Fältelung des medialen Randes des Keimrings der Fig. 12 die schwache Andeutung einer beginnenden radiären Urwirbelgliederung erblicken, ohne dass ich übrigens auf diese Auslegung irgend einen Nachdruck legen möchte. Es genügt, wahrgenommen zu haben, dass der Keimring die regelmässige embryonale Blätterbildung vollzogen habe.

8) Mangelhafte vordere und mittlere Embryonalanlage vom Hecht. Fig. 14, nach LEREBOULLET.

Auf diese Figur wurde schon früher, im historischen Theil, Beziehung genommen und ist hier der Vollständigkeit wegen nur zu bemerken, dass sie einer älteren Stufe der in Fig. 12 und 13 geschilderten Form entspricht. *bd* ist das die Dotterkugel einschliessende Blastoderm, der Dottersack des normalen Embryo. Man erkennt deutlich den stark entwickelten Schwanz des Fisches. Bei *f* finden sich nach LEREBOULLET die Brustflossen des Embryo. Doch kann es wohl keinem Zweifel unterliegen, dass hier die hinteren Extremitäten, die Bauchflossen, vorliegen, während die Brustflossen, zusammen mit Kopf und mittlerem Leibestheil, fehlen.

9) Mangelhafte mittlere und hintere Embryonalanlage vom Salmling. Fig. 11 (11 : 1).

16 Tage nach Befruchtung. Man erkennt eine etwas unförmliche, doch deutlich als solche erkennbare vordere Embryonalanlage, die sich rückwärts zuspitzt und mit diesem verschmächtigten Ende in das dünne Blastoderm fortsetzt. Der Rand des Blastoderm hat den Aequator der Dotterkugel bereits überschritten, ein Keimring als verdickte Randzone des Blastoderm ist nicht wahrnehmbar. Der Rand des

Digitized by Google

Blastoderm ist nicht gleichförmig gebogen, sondern unregelmässig zerklüftet. Aus diesem Mangel des Keimrings ist zu schliessen, dass, wenn überhaupt, jedenfalls nur ein höchst rudimentäres hinteres Leibesende hervorgegangen sein würde, wäre die Entwicklung ferner von Statten gegangen; dieses aber würde durch ein zwischengelagertes taubes Blastodermstück, das der fehlenden mittleren Embryonalanlage entspricht, vom Kopfe des Embryo getrennt gewesen sein. Es liegt auf der Hand, dass ein solcher Fall, wie noch genauer untersucht werden wird, einem sogenannten Acormus oder Pseudacormus der Säugethiere analog sei.

10) Mangelhafte totale Embryonalanlage vom Lachs. Fig. 10 (11 : 1).

24 Tage nach Befruchtung. Die zu beschreibende Anomalie ward schon am Lebenden erkannt. Es zeigte sich nämlich, obwohl das Blastoderm den Aequator bereits überschritten hatte, keine Spur einer Embryonalanlage, während das Blastoderm zugleich gegen den Dotter sich so allmälig verlor, dass schon damals eine mangelhafte Ausbildung des Keimrings höchst wahrscheinlich war. Das Ei, mit nur wenigen anderen so lange Zeit hindurch bebrütet, wurde während der übrigen Entwicklungszeit genau beobachtet. Die Umwachsung der Dotterkugel ging langsam von Statten, aber es kam auch ferner nicht zur Ausbildung einer Embryonalanlage. Am 20. Tage war das Dotterloch dem Verschluss nahe, ohne dass irgend ein verdickter Saum des Blastoderm auch bei genauester Aufmerksamkeit, wie am normalen Ei, hervorgetreten wäre. Am 24. Tage ward von einem Dotterloche nichts mehr wahrgenommen, die Stelle des Verschlusses selbst blieb im frischen Zustande unkenntlich. Das bis dahin offenbar noch lebende Ei wurde nun behufs weiterer Untersuchung in Chromsäure gelegt und nach geschehener Härtung und Entfernung der Dotterhaut genau untersucht, wodurch der Mangel jeder Embryonalanlage festgestellt werden konnte. Die Stelle des geschlossenen Dotterloches ist indessen kenntlich an einer eigenthümlich radiären Anordnung der Zellen des betreffenden Blastodermstückes, ohne dass eine stärkere Verdickung der Substanz vorhanden wäre.

D. Partielle und totale Dehiscenz der Leibeshälften.

1) Dehiscenz der vorderen Embryonalanlage von der Forelle. Fig. 19 (11 : 1).

16 Tage nach Befruchtung. Der Rand des Blastoderm ist dem

Digitized by Google

Aequator der Dotterkugel nahe. Der vorhandene Theil der Embryonalanlage, welcher der vorderen mit einem kleinen Theil der mittleren Embryonalanlage des normalen Fisches entspricht, hat ein sehr sonderbares Aussehen. Die seitliche Symmetrie ist keine ganz vollständige, immerhin aber in solchem Grade vorhanden, dass deren Absicht deutlich erkennbar bleibt. Zu beiden Seiten eines vorderen in der Medianebene gelegenen Vorsprungs (*v*) erstrecken sich zwei über die Oberfläche des übrigen Keimes leicht hervorragende Substanzstreifen, *ks*, divergirend rückwärts, welche mehrfache Biegungen zeigen und hinten seitlich, bei *u*, in die Substanz des Keimrings auslaufen. Mit ihrem vorderen Ende stossen beide Substanzstreifen in der Mittellinie zusammen und bilden dadurch den genannten Vorsprung (*v*) der Embryonalanlage. Dieser Vorsprung zeigt in seiner hinteren Hälfte eine mediane, rückwärts sich vertiefende Rinne, welche sich schliesslich in die Begrenzung der beiden seitlichen Substanzstreifen fortsetzt. Was die Biegungen des letzteren seitlich von der Medianebene betrifft, so bemerkt man, von vorn rückwärts gehend, zunächst je einen mit der Convexität vor- und seitwärts gerichteten Wulst *a*, welcher offenbar den Anlagen der primitiven Augenblasen entspricht. Von den Augenblasen rückwärts divergiren nun die Substanzstreifen, während linkerseits eine kurze, neue Biegung in unmittelbarem Anschlusse an die Anlage der Augenblase erfolgt, immer beträchtlicher, bilden aber bei *u* noch einmal eine entgegengesetzte, medianwärts gerichtete, linkerseits besonders scharf ausgesprochene Einbiegung oder einen hakenförmigen Vorsprung, vermittelst dessen sie sich endlich an den Keimring anschliessen. Rechterseits ist der Haken unbeträchtlicher, doch gleichfalls deutlich wahrnehmbar, da er zugleich etwas stärker über die Oberfläche vorspringt. Die genannten beiden Haken sind aber mit Bezug auf die normale Entwicklung nichts Anderes, als die entweder auseinandergewichenen oder nicht vereinigten Hälften eines normal einheitlichen, die jeweilige hintere Grenze der Embryonalanlage bildenden, gegen den unbedeckten Dotter vorspringenden Gebildes, der Rand- oder Schwanzknospe der Autoren, auf deren Zusammensetzung aus zwei Seitenhälften schon oben hingewiesen worden ist. Dies tritt hier mit aller Deutlichkeit und mit der Kraft des Beweises zu Tage, so dass der erwähnte Vorsprung der normalen Embryonalanlage, gestützt auf die pathologische Entwicklung derselben, Haken der Embryonalanlage oben genannt wurde. Wie normal, so scheint derselbe auch bei Spaltbildung typisch zu sein, denn er fehlte in keinem

Digitized by Google

der beobachteten bezüglichen Fälle gänzlich. Seine Gegenwart hängt eben zusammen mit dem inneren Verhältniss des Keimrings zur Entstehung der normalen Embryonalanlage selbst, und da dies Verhältniss auch in der pathologischen Entwicklung wiederkehren muss, so kann es schliesslich nicht befremden, bei Spaltbildung statt eines normalen Hakens einem klaffenden Doppelhaken zu begegnen. In hohem Grade auffallend und bezeichnend ist ferner der Umstand, dass die Dehiscenz sich so ausserordentlich weit vorwärts erstreckt, selbst in das Gebiet der Augenblasenanlagen hinein, so dass nur ein schmaler Substanzstreifen die beiden Seitenhälften mit einander in Verbindung erhält. Doch soll auf die Ursache dieser Erscheinung jetzt noch nicht eingegangen sondern nur hervorgehoben werden, dass die beiden Substanzstreifen in ihrer gesammten Ausdehnung vom Keimring an vorwärts nichts anderem entsprechen, als den Rücken- und Medullarwülsten der normalen Entwicklung. Mit Rücksicht auf diese pathologische Entwicklungsform, die dem Aeussern nach einfach als Spaltbildung oder mangelnde Conjunction erscheint, wird man daher veranlasst sein, die gesammte vordere Embryonalanlage ihrer Entstehung nach nicht als etwas von der übrigen Embryonalanlage durchaus Fremdes aufzufassen, sondern im Gegentheile auch sie als einen besonders sich differenzirenden, morphologisch aber der übrigen Embryonalanlage gleichwerthigen Keimringtheil zu betrachten.

Zwischen diesen beiden Embryonalstreifen nun tritt nicht etwa, wie man glauben könnte, der nackte Dotter zu Tage. Eine dünne, im frischen Zustande kaum wahrnehmbare Membran (*mi*) spannt sich vielmehr zwischen den medialen Rändern der genannten Streifen aus, die dem äusseren Ansehen nach am meisten Aehnlichkeit hat mit dem dünnen Mittelfelde des Blastoderm. Den ganzen Winkel ausfüllend hängt sie seitlich mit den Embryonalstreifen zusammen und geht in deren Substanz über. Am freien hinteren Rande ist sie unregelmässig begrenzt, mit leichter Einbiegung nach vorn, an allen Stellen gleichmässige Dünne bewahrend. Es musste von Interesse sein, genauer zu erfahren, aus welchen Elementen diese Zwischenhaut zusammengesetzt sei, welches Keimblatt oder welche Keimblätter an ihrer Bildung Antheil nehmen. Denn a priori war es in der That schwierig, über ihre Bedeutung klar zu werden. Diese dünne Zwischenhaut kannte schon Lereboullet und erwähnt sie bei Gelegenheit der Beschreibung analoger Fälle vom Hecht, die er übrigens als Doppelbildungen mit einfachem Kopfe und Schweife und zwei distanten Mittelleibern zu deuten versucht war. Insbesondere

Digitized by Google

verweise ich hier auf eine seiner Abbildungen, deren Copie in VIRCHOW's Archiv Bd. 71, Taf. VI, Fig. 6 enthalten ist. Wir erblicken daselbst eine ungetheilte vordere Embryonalanlage, welche rückwärts in zwei divergirende Schenkel ausläuft, die Urwirbelgliederung zeigen und schliesslich wieder bogenförmig convergiren. Der grösste Theil des Binnenraumes zwischen beiden Schenkeln zeigt sich nun eingenommen von einer dünnen Membran, in deren Mitte sich noch der Rest des Dotterloches befindet. Eine genauere Bestimmung dieser Membran ist jedoch von ihm nicht gegeben worden.

Da ich ähnliche Spaltbildungen wie die vorher beschriebene mit der gleichen Zwischenhaut ausgestattet in mehreren Exemplaren zu beobachten Gelegenheit hatte, benutzte ich einige derselben, um theils an Flächenbildern, theils an Schnitten die betreffende häutige Ausbreitung zu studiren.

In Figur 26 ist ein Theil der oberflächlichen Zellenlage einer Zwischenhaut nach geschehener Färbung wiedergegeben. Man erkennt theils grössere, theils kleinere Zellen, deren Zusammenhang eigenthümlicher Weise durch zahlreiche kleine intercelluläre Spalten von unregelmässiger Form an vielen Stellen unterbrochen ist. Diese Zellen lassen sich nach den Seiten hin unmittelbar in die äussere Lage des Ectoderm, die Deckschicht der beiden Embryonalstreifen verfolgen. Bei tieferer Einstellung des Focus erscheinen die grossen rundlichen oder gelappten Kerne des primären Entoderm, wie dasselbe bereits oben vom Hecht beschrieben worden ist. Zellengrenzen sind hier keine wahrzunehmen, während sie in der gelockerten Deckschicht mit aller Schärfe hervortreten.

Figur 27 zeigt dagegen einen Querschnitt durch den divergenten Abschnitt einer solchen anomalen Embryonalanlage. Der Schnitt ist concentrisch dem Keimring oder parallel dem Hinterrand der Zwischenhaut geführt und trifft daher letztere, sowie die beiden divergenten Embryonalstreifen selbst. Letztere liegen in unserer Figur bei *st*, die Zwischenhaut ist bei *mi* sichtbar. Die beiden Embryonalstreifen laufen seitlich in auf beiden Seiten etwas verschiedener Weise in den dünnen Theil des Blastoderm aus. Man erkennt an ihnen sämmtliche Schichten einer normalen Embryonalanlage dieses Stadiums, wie dies auch in der Figur deutlich wird. Nur im dicksten Theil jeder Seitenhälfte, der bei äusserlicher Betrachtung als Embryonalstreifen hervortrat, fehlt eine Scheidung zwischen Ectoderm und Mesoderm, indem die zusammensetzenden Zellenmassen langgezogene concentrische Figuren bilden. Am me-

Digitized by Google

dialen Rande setzen sich beide Wülste, jäh verschmächtigt, wesentlich bloss durch ihre Decksicht mit einander in Verbindung, während nur hier und da, besonders an den seitlichen Anfängen der Zwischenhaut, rundliche Zellen unterhalb der Deckschicht bemerkt werden, die auf dem Flächenbilde nicht hervortraten, aber wohl unzweifelhaft als der inneren Schicht des Ectoderm angehörige Elemente zu deuten sind. Hiermit haben wir eine ectodermale Schicht, deren äusserer Theil vollständig, und nur durch die auf dem Flächenbilde besonders schön hervortretenden intercellulären Spalten discontinuirlich erscheint, deren innerer Theil dagegen sehr unvollständig ist und aus einzelnen zerstreuten Zellen besteht. Unterhalb dieser ectodermalen Lage erscheint weiterhin das primäre Entoderm (*en*) mit seinen grossen Kernen und den mangelnden zum mindesten nicht sichtbaren Zellengrenzen. Letzteres ist im Bereiche der Zwischenhaut nun keineswegs verdünnt, im Gegentheil wölbt es sich hügelförmig verdickt gegen das Ectoderm der Zwischenhaut vor und grenzt an letzteres in grösserer Ausdehnung direct an. Unter den Wülsten selbst ist das primäre Entoderm dünn und setzt sich kaum weiter verdünnt peripheriewärts fort. Unter ihm und selbst zwischen seinen Elementen, sowohl in der Mitte als den Seitentheilen der Embryonalanlage, erscheinen endlich grosse und kleine Kugeln weissen Dotters (*d*).

2) Dehiscenz der vorderen Embryonalanlange vom Salmling. Fig. 20 (11 : 1).

16 Tage nach Befruchtung. Diese Anomalie ist der in Fig. 19 soeben beschriebenen in allen wesentlichen Punkten so ähnlich, dass nur mit wenigen Worten darauf einzugehen ist. Zwei fast symmetrische seitliche Substanzstreifen, welche vorn in der Medianlinie ineinander übergehen, laufen mit mehrfachen Biegungen zuerst rückwärts, sodann rück- und lateralwärts, um je nach einer hakenförmigen, medianwärts gerichteten Endbiegung zum grössten Theil in den Keimring, zu einem kleinen medialen Theil in die dünne, zwischen den seitlichen Substanzstreifen befindliche Zwischenhaut auszustrahlen. Von dem hinteren Rande der letzteren ist erwähnenswerth, dass derselbe vorwärts eingebogen erscheint.

3) Dehiscenz der mittleren Embryonalanlage von der Forelle. Fig. 22 (11 : 1).

16 Tage nach Befruchtung. Das Blastoderm bedeckt die Dotterkugel bis nahe zum Aequator. Man erkennt die normale vordere Embryonalanlage, an welche sich rückwärts ein Theil der mittleren

Digitized by Google

Embryonalanlage mit Divergenz ihrer symmetrischen Seitenhälften anschliesst. Die Seitenhälften laufen wiederum unter Bildung eines Doppelhakens in den Keimring aus. Auch hier ist eine dünne interembryonale Zwischenhaut vorhanden. Sie ist rückwärts unregelmässig begrenzt, überragt jedoch den Keimring und die Haken in kurzer Ausdehnung.

4) Dehiscenz der mittleren Embryonalanlage vom Salmling. Fig. 23 (11 : 1).

16 Tage nach Befruchtung. Der Aequator der Dotterkugel ist vom Blastoderm überschritten, vordere und ein Theil der mittleren Embryonalanlage verhalten sich normal. An einer bestimmten Stelle der letzteren beginnt die Dehiscenz der Leibeshälften, welche mit einem Doppelhaken in den Keimring sich fortsetzen. Eine dünne Zwischenhaut, die am hinteren Rande mehrfach leicht eingekerbt erscheint, spannt sich zwischen den klaffenden Theilen aus.

5) Dehiscenz der mittleren Embryonalanlage vom Salmling. Fig. 21 (11 : 1).

20 Tage nach Befruchtung. Eine etwas rudimentär ausgebildete vordere Embryonalanlange setzt sich mit ihren beiden Hälften in zwei stark divergirende, etwas unregelmässig beschaffene Substanzstreifen fort. Letztere sind an einer gewissen Stelle ihrer Länge, bei *, durch dünnes Blastoderm unterbrochen. Der rechte Schenkel bildet unmittelbar vor seiner Unterbrechung eine median-vorwärts zurücklaufende, rasch sich verjüngende kurze Schleife, welche in die weit ausgedehnte Zwischenhaut (*mi*) ausläuft. Letztere überragt beide Schenkel nach hinten, hat genau das Aussehen des übrigen dünnen Blastoderms, ist rückwärts ziemlich regelmässig begrenzt, ohne an irgend einer Stelle eine Verdickung zu zeigen. Ihre jenseitigen hinteren Ränder hängen mit einem kaum angedeuteten Keimring zusammen.

6) Dehiscenz der mittleren Embryonalanlage vom Salmling. Fig. 24 (11 : 1).

20 Tage nach Befruchtung. Die vordere und ein Theil der mittleren Embryonalanlage sind normal ausgebildet. Die beiden Leibeshälften beginnen bei *u* in vorwärts convexen Bogen auseinander zu weichen, erreichen bei *u'* (nur auf der rechten Hälfte der Figur wahrnehmbar) einen zweiten hakenförmigen Vorsprung und laufen daselbst in den Rest des Keimrings aus, an welchem grosse Dünne bemerkbar ist.

Digitized by Google

E. Schiefstellung der Embryonalanlage.

Diese sonderbare Form ward wiederholt beobachtet, theils bei sonstiger regelmässiger Ausbildung der Embryonalanlage, soviel von letzterer eben bereits angelegt war, theils in Fällen von Verkümmerung, die indessen beständig beide Hälften betraf, soweit äussere Betrachtung dies erkennen liess. Nichtsdestoweniger ist für das Zustandekommen einer solchen Schiefstellung anzunehmen, dass eine Seite entweder durch ein Ueberwiegen oder durch einen Mangel sich von der anderen unterschieden habe und dadurch die Ursache dieser Deformität geworden sei. Der folgende Fall bezeichnet die Gruppe in genügender Weise.

Schiefstellung der Embryonalanlage vom Lachs. Fig. 25 (11 : 1).

16 Tage nach Befruchtung. Die aus der vorderen und einem Theil der mittleren bestehende Embryonalanlage ist normal beschaffen. Der Hakenfortsatz allein ist etwas stärker entwickelt als gewöhnlich. Die Längsachse des nicht genau in gerader Linie laufenden, sondern leicht convex nach links ausgebogenen embryonalen Leibes ist zur normalen Medianebene in einem nach vorn offenen Winkel von etwa 30° eingestellt.

Hiermit habe ich das Material an defectiven Missbildungen einfacher Embryonen von Knochenfischen beschrieben, welches späterer Beurtheilung zu Grunde gelegt werden soll. Der Ausdruck an einfachen defectiven Missbildungen ist deshalb zu betonen, weil ich eine Reihe defectiver Formen auch bei Monstris mit mehrfachen Leibern zu beobachten Gelegenheit hatte, die sich an und für sich von den defectiven Bildungen der einfachen Embryonen in nichts unterscheiden. Dennoch werden die defectiven Formen der Mehrfachbildungen erst in dem folgenden Abschnitt zugleich mit den Mehrfachbildungen beschrieben und untersucht werden.

Die im Vorausgehenden mitgetheilten Fälle von gestörter Ausbildung der Embryonalanlage stellen weiterhin nicht die Gesammtheit aller mir bei dieser Gelegenheit vorgekommenen dar, sondern sie bilden eine Auswahl unter den vorgekommenen Fällen insoweit, als von mehreren gleichartigen Formen derjenige Fall zur Beschreibung und Abbildung gewählt wurde, welcher seiner ganzen Beschaffenheit nach den Vorzug verdiente. Was dagegen irgend eine bemerkenswerthe Besonderheit enthielt, ist in die vorausgehende Beschreibung

Digitized by Google

aufgenommen worden, so dass also noch andre Formen als die beschriebenen nicht zur Beobachtung gelangt sind.

So sind es also die grossen Formstörungen von Knochenfischembryonen, welche ich in den Vordergrund der Betrachtung stelle. Ausser ihnen besitze ich noch mehrere in dieses Gebiet einschlagende Formstörungen des Hühnchens und einen Fall vom Menschen. Die das Hühnchen betreffenden Fälle können als minder lehrreich hier übergangen werden und bekunde ich damit ausdrücklich, dass den genannten Formanomalien der Knochenfische ein grösserer erklärender Werth beizumessen sei.

Der Fall vom Menschen, der mir von befreundeter Seite zugebracht wurde, ist, wie sich bei genauerer Untersuchung herausstellte, ein frühzeitig abortiver Acephale. Er ward unverletzt in den wohlerhaltenen Eihäuten aufgefunden, gehört nicht einer Zwillingsgeburt an, wie man bei menschlichen Acephalen vorauszusetzen pflegt, sondern ist ohne jeden Zweifel solitären Ursprungs. Im gestreckten Zustande hat er eine Länge von 7 mm und besitzt einen wohlausgebildeten Nabelstrang von 38 mm. Der in sagittaler Ebene ventralwärts zusammengekrümmte Körper des Acephalen ist nicht durch jene schöne Modellirung der Oberfläche ausgezeichnet, welche an normalen Embryonen so überraschend zur Anschauung kommt, sondern ist etwas klumpig; doch fehlt nicht die gewöhnliche seitliche Symmetrie. Nicht allein caudalwärts verschmächtigt sich der beträchtliche mittlere Leibesumfang, sondern noch auffallender kopfwärts. Die Kopfgegend, welche besonders beim menschlichen Embryo dieses Stadiums durch ihre Mächtigkeit auffallen müsste, spitzt sich vielmehr, einen höchst unangenehmen Anblick gewährend, in einen dünnen, hakenförmig gebogenen Fortsatz zu, an welchem einige ziemlich lange Hautpapillen, Barteln ähnlich, ventralwärts vorspringen. Jener unscheinbare, dünne aber lange Fortsatz des Rumpfes ist der höchst rudimentäre Kopf. Um über die innere Beschaffenheit dieser Bildung Aufklärung zu erhalten, zerlegte ich sie, nachdem das Oberflächenbild mit einem Prisma aufgenommen worden war, in eine Reihe von Längsschnitten. Denn der anfängliche Erhaltungszustand war so vortrefflich, dass nachträgliche Härtung vollständig zum Ziele führte. Es ist auf diese Weise eine eingehendere Kenntniss der vorliegenden Störung erhalten worden; doch unterlasse ich es hier die Einzelheiten des betreffenden Befundes auseinanderzusetzen, dies anderem Orte vorbehaltend. Ich führe jedoch diesen Fall hier an, einerseits um durch eine neue Beobachtung zu be-

Digitized by Google

weisen, dass auch beim Menschen und den Säugethieren Acephalen solitären Ursprungs vorkommen, andrerseits um dem etwaigen Vorwurfe zu entgehen, dass nur der Mangel an Material aus den höheren Classen die hier geübte Bevorzugung der Classe der Fische veranlasst habe.

(Fortsetzung folgt.)

Erklärung der Abbildungen.

Tafel XXXIX.

Sämmtliche Figuren dieser Tafel sind bei auffallendem Lichte elffach vergrössert mit dem Prisma gezeichnet.

Figur 1—3. Anomale Keime, 3 Tage nach künstlicher Befruchtung.

Fig. 1. Anomaler Keim vom Lachs. Zwei Gruppen grosser Furchungskugeln prominiren über die Oberfläche des gefurchten, etwas unregelmässig begrenzten Keimes.

Fig. 2. Anomaler Keim vom Lachs, durch starkes Flächenwachsthum, grosse Dünne und grosse Furchungskugeln auffallend.

Fig. 3. Anomaler Keim vom Salmling. Durch eine rundliche Vertiefung in der Mitte seiner Oberfläche anomal. Auf dem Grunde der Grube sind dieselben Zellen vorhanden wie im Umkreis.

Fig. 4. Normale Keimscheibe vom Lachs, 10 Tage nach Befruchtung, auf der Stufe der vorderen Embryonalanlage. Die Figur dient zur Vergleichung der folgenden Anomalien. *bl* dünner Mittelheil des Blastoderm, welches grössere Elemente des Dotters durchschimmern lässt; *kr* Keimring; *u* Haken oder Randknospe der vorderen Embryonalanlage; *a* Stelle der primitiven Augenblase; *pr* Kopftheil der Primitivrinne, welche mit ihrer vorderen Hälfte eine grössere, mit der hinteren Hälfte eine kleinere vertiefte Stelle von besonderer Form median durchschneidet; die erstere entspricht der späteren dritten, letztere der vierten Gehirnkammer; *d* Dotter, von welchem nur ein kleiner an die Keimscheibe angrenzender Theil durch Schattirung angedeutet ist. Denn die Keimscheibe bedeckt zu dieser Zeit erst einen kleinen Theil der grossen Eikugel, wie sich daraus ergibt, dass die Keimscheibe gegenwärtig nur einen Durchmesser von 4 Milli-

Digitized by Google

meter, die Dotterkugel dagegen nahe 7 Millimeter Durchmesser besitzt.

Fig. 5. Mangelhafte vordere Embryonalanlage vom Lachs, 10 Tage nach Befruchtung. *bl* dünner Mitteltheil des Blastoderm, durchschimmernde Dotterelemente sind bloss an einem Theil der Oberfläche gezeichnet; *kr* Keimring; *vE* vordere Embryonalanlage, ohne Modellirung auf ihrer, die Fläche des Keimrings nicht überragenden Oberfläche.

Fig. 6. Mangelhafte vordere Embryonalanlage vom Lachs, 10 Tage nach Befruchtung, eine horizontal liegende spindelförmige Anschwellung (*vE*) bildend; nur ein Theil des Keimrings (*kr*) ist gezeichnet; eine leichte concentrische Furche verläuft in der Nähe des Randes beider Theile.

Fig. 7. Fehlende vordere Embryonalanlage vom Lachs. 16 Tage nach Befruchtung. *bl* dünner Mitteltheil der Keimscheibe; *kr* Keimring, der an allen Stellen von gleicher Dicke erscheint; *d* Saum der angrenzenden Dotterkugel. Die Keimscheibe zeigt ovale Form bloss aus dem Grunde, weil sie bei Aufnahme des Objectes etwas schief gelagert war.

Fig. 8. Mangelhafte vordere Embryonalanlage vom Lachs, 16 Tage nach Befruchtung, nur einen kleinen Theil der Dotterkugel bedeckend. Ein rundlicher Wulst mit glatter Oberfläche (*k*), von einer Furche (*s*) und einem ringförmigen Walle (*v*) umsäumt, bildet die anomal weiter entwickelte Kopfanlage. Der Wall setzt sich rückwärts durch einen kurzen longitudinalen Stiel mit dem Haken (*u*) in Verbindung, welcher deutlich in zwei symmetrische Höckerchen zerfällt. Ein Keimring ist nur in nächster Nähe des Hakens wahrnehmbar; *bl* dünner Theil der Keimscheibe.

Fig. 9. Mangelhafte vordere Embryonalanlage vom Lachs, 16 Tage nach Befruchtung. Die Keimscheibe und Embryonalanlage erscheinen noch weit rudimentärer als im vorhergehenden Falle; *bl* dünner Theil der Keimscheibe, in ihrer ganzen Peripherie etwas unregelmässig gewulstet; *k* Kopfwulst, der nach rückwärts in mehrere regellos angeordnete Papillen ausläuft.

Fig. 10. Fehlende totale Embryonalanlage vom Lachs. 24 Tage nach Befruchtung. Es ist bloss der, das bereits geschlossene Dotterloch (*bs*) umkreisende Theil des Blastoderm (*bl*) dargestellt. Gegen die Stelle *bs* strebt die Substanz des Blastoderm mit radiär geordneten Zügen hin, daselbst kaum eine Verdickung bewirkend. Eine Embryonalanlage am gesammten Blastoderm nicht vorhanden.

Fig. 11. Mangelhafte mittlere und hintere Embryonalanlage vom Salmling. 16 Tage nach Befruchtung. *vE* vordere Embryonalanlage etwas wulstig aus dem dünnen Mitteltheil des Blastoderm *bl* hervortretend, rückwärts sich zuspitzend und allmälig verlierend; *s* Saum des Blastoderm, unverdickt und unregelmässig begrenzt; *d* unbedeckter Theil der Dotterkugel.

Digitized by Google

Tafel XL.

Fig. 12. Mangelhafte vordere und mittlere Embryonalanlage vom Hecht. 4 Tage nach künstlicher Befruchtung. Vergr. 22 : 1. *bs* Rest des Dotterloches, von ovaler Form; *bd* dünner Theil der Keimhaut, welcher sich in einen breiten verdickten Wulst (*kr*) von ovaler Form fortsetzt, der nichts anderem entspricht als dem Keimring; an seinem medialen Saum zeigt sich derselbe in radiäre Fältchen gelegt. Aufnahme bei auffallendem Lichte nach geschehener Härtung in Chromsäure.

Fig. 13. Mangelhafte vordere und mittlere Embryonalanlage vom Hecht. 4 Tage nach Befruchtung, 22 : 1. Der den Keimring tragende Theil der Keimhaut ward umschnitten, vom Dotter abgehoben und bei durchfallendem Lichte gezeichnet. Der Keimring (*kr*) von völlig runder Form, das kleine, runde, dem Verschluss nahe Blastostomion umkreisend.

Fig. 14. Acephale des Hechtes, aus etwas vorgerückterer Entwicklungsstufe als die vorhergehenden von Fig. 12 und 13; nach LEREBOULLET. *bd* Dottersack; *hE* das aus der hinteren Embryonalanlage hervorgegangene mächtige hintere Leibesende; *f* die beiden Brustflossen nach LEREBOULLET, wahrscheinlicher jedoch die Bauchflossen des Fisches.

Fig. 15. Normale totale Embryonalanlage des Hechtes, 4 Tage nach Befruchtung, 22 : 1. Zur Vergleichung der anomalen Fälle dieser Tafel. *bd* Dottersack; *vE* vordere Embryonalanlage; sie begibt sich mit ihrer vorderen Hälfte auf die andere Seite der Dotterkugel und ist deshalb nur zum Theil sichtbar; *mE* mittlere Embryonalanlage; *hE* hintere Embryonalanlage, aus dem Rest des Keimrings (*kr*) hervorgehend, das Blastostomion (*bs*) umgebend, welches vorwärts spitz zuläuft; *s* Schlussnaht des Medullarrohrs.

Fig. 16. Schnitt durch den Keimscheibentheil von Fig. 13 vom Hechte, nahe dem Blastostomion verlaufend, 66 : 1. Der mittlere Theil (*c*) der Figur zeigt die Elemente des oberen Keimblattes unbegrenzt gegen diejenigen des mittleren. *ds* Deckschicht des Ectoderm; *ec* zweite Schicht des Ectoderm; *m* Mesoderm; *sp* Spalt zwischen Ecto- und Mesoderm; *en* primäres Entoderm mit grossen Kernen (*k*) ohne Zellengrenzen; *en'* secundäres Entoderm; *bl* dünner Theil des Blastoderm, *kr* Keimring; *d* grössere Dotterelemente.

Fig. 17. Schnitt durch dieselbe Keimscheibe, das Blastostomion (*bs*) von Figur 13 treffend. Bezeichnung wie in Figur 16.

Fig. 18. Schema der Keimscheibe des Hechtes von der Stufe der vorderen Embryonalanlage; *bd* dünner Theil der Keimscheibe; *kr* Keimring; *vE* vordere Embryonalanlage vor geschehener Ausbildung der Primitivrinne des Kopfes.

Digitized by Google

Tafel XLI.

Fig. 19. Dehiscenz der vorderen Embryonalanlage von der Forelle. 16 Tage nach künstlicher Befruchtung, Vergr. 11 : 1. *v* vordere Umbiegungsstelle der Keimstreifen *ks*; *a* Gegend der primitiven Augenblasen; *u* Haken der Embryonalanlage; *mi* Membrana intermedia, deren hinterer Rand unregelmässig begrenzt und leicht vorwärts ausgebogen ist; *bl* dünner Theil der Keimscheibe, welcher wie *mi* zahlreiche Dotterelemente durchschimmern lässt; *d* angrenzender Theil der unbedeckten Dotterkugel; *kr* Keimring.

Fig. 20. Dehiscenz der vorderen Embryonalanlage vom Salmling, 16 Tage nach Befruchtung, 11 : 1. Bezeichnung wie Figur 19.

Fig. 21. Dehiscenz der mittleren Embryonalanlage vom Salmling. 20 Tage nach Befruchtung, 11 : 1. *ks* und *ks'* aus dem Keimring hervorgegangene Keimstreifentheile, welche bei * durch eine dünne Blastodermstrecke von einander getrennt sind. Die Keimstreifen beider Seiten fassen eine ausgedehnte Membrana intermedia (*mi*) zwischen sich, deren hinterer Saum keine Verdickung wahrnehmen lässt; *bl* dünner Theil der Keimhaut; *d* unbedeckter Abschnitt der Dotterkugel.

Fig. 22. Dehiscenz der mittleren Embryonalanlage von der Forelle, 16 Tage nach Befruchtung. — Bezeichnung wie Figur 19.

Fig. 23. Dehiscenz der mittleren Embryonalanlage vom Salmling. 11 : 1. Bezeichnung wie Figur 19.

Fig. 24. Dehiscenz der mittleren Embryonalanlage vom Salmling. 11 : 1. Bezeichnung wie Figur 19. *u'* zweite hakenförmige Biegung des Keimrings.

Fig. 25. Schiefstellung der Embryonalanlage vom Lachs, 16 Tage nach Befruchtung, 11 : 1. *u* Uncus stark gewulstet, an seinem vorderen Rand eine dreiseitige vertiefte Stelle zeigend; *kr* Keimring.

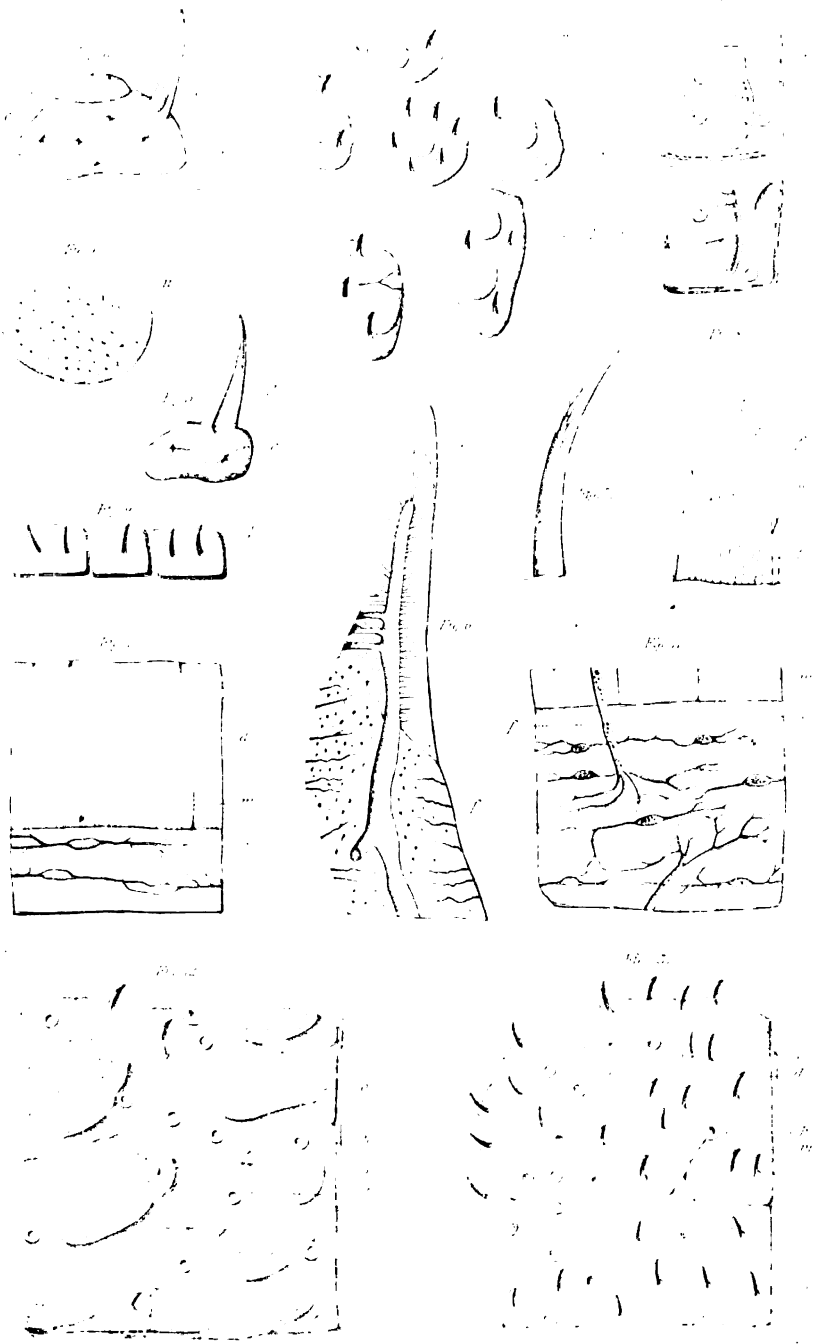
Fig. 26. Flächenbild der Membrana intermedia einer dehiscenten vorderen Embryonalanlage, 300 : 1. Die Zellen der Deckschicht (*d*) sind unregelmässig polygonal, von sehr verschiedener Grösse, mit deutlichen Kernen. Bemerkenswerth sind häufige und unregelmässige Spalten (*s*) zwischen einzelnen Zellengruppen, die in der Figur dunkel gehalten sind. Bei etwas tieferer Einstellung des Focus erscheinen die grossen granulirten Kerne des primären Entoderm, von welchen 3 auf das gezeichnete Stückchen der Membran entfallen.

Fig. 27. Querschnitt durch eine Membrana intermedia der dehiscenten vorderen Embryonalanlage, concentrisch dem hinteren Saume und quer auf die Längsachse der Anlage geführt; 66 : 1. *d* Deckschicht des Ectoderm, *e* zweite Schicht des Ectoderm; *m* Mesoderm; die beiden letzteren gehen am medialen Theile der Keimstreifen ohne bestimmte Grenzen ineinander über; *en'* secundäres Entoderm, *en* primäres Entoderm mit grossen Kernen (*k*) und ohne Zellengrenzen; *d* Dotterelemente; *mi* Membrana intermedia.

Digitized by Google

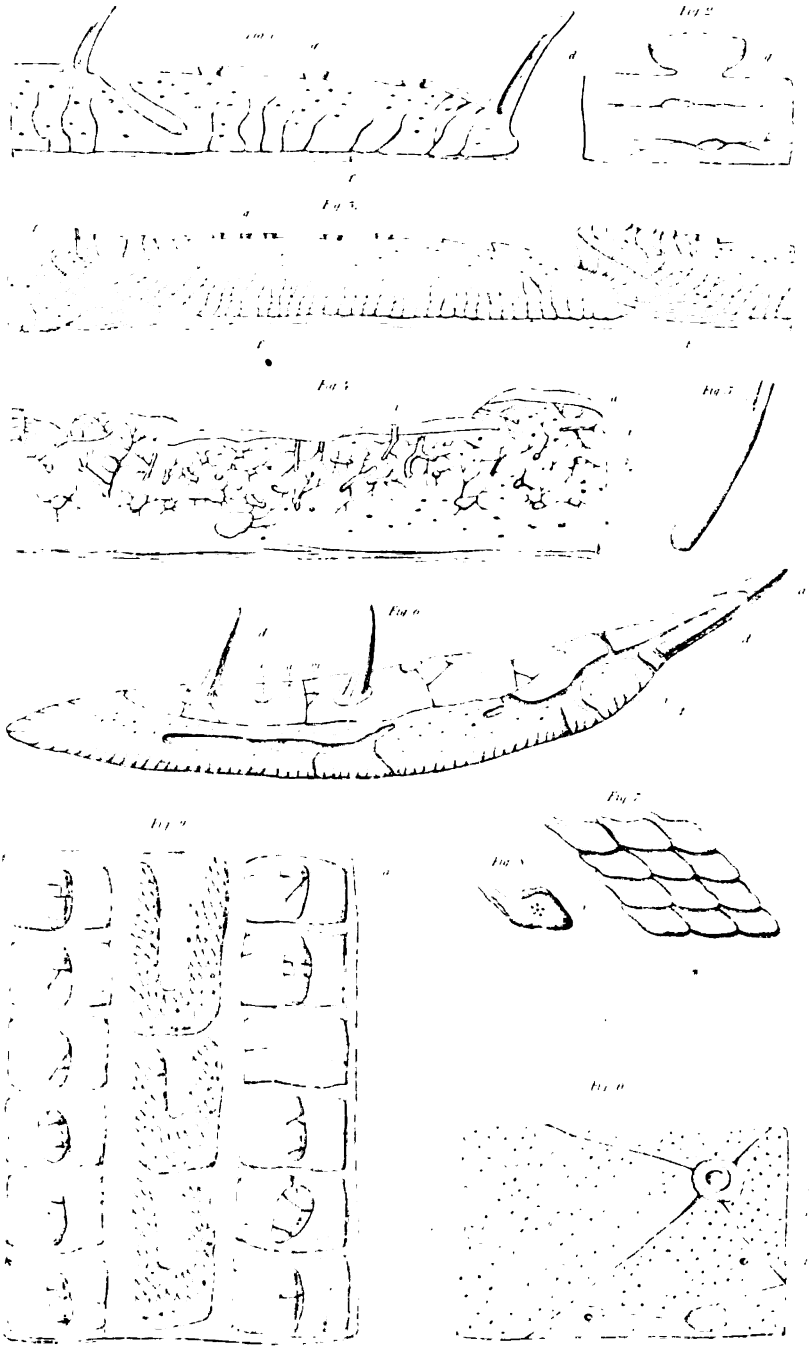
Druck von Breitkopf und Härtel in Leipzig.

Digitized by Google



Digitized by Google

Digitized by Google



Digitized by Google

Digitized by Google

Fig. 1

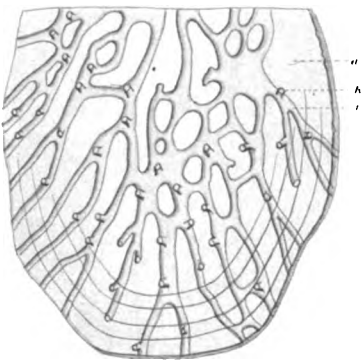


Fig. 2

Fig. 3

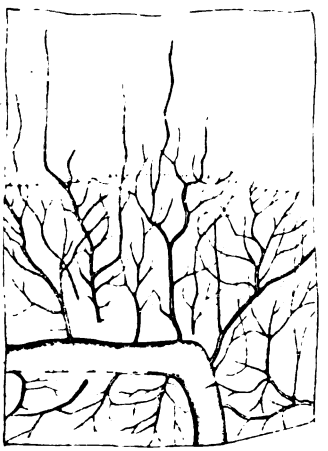


Fig. 4

Fig. 5

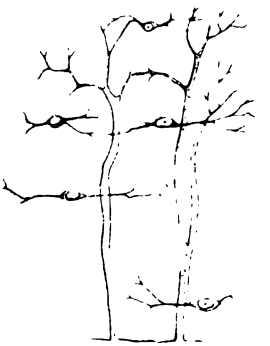


Fig. 6

Fig. 7.

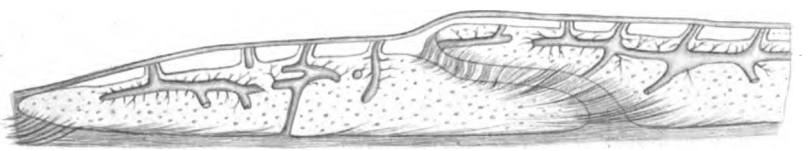
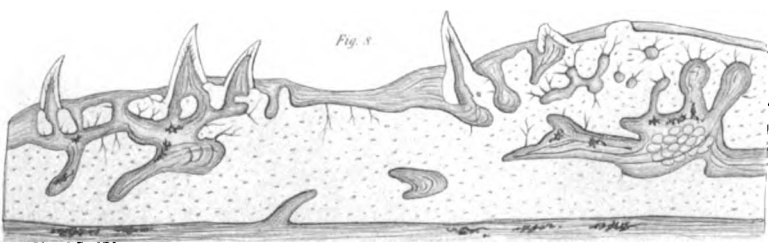
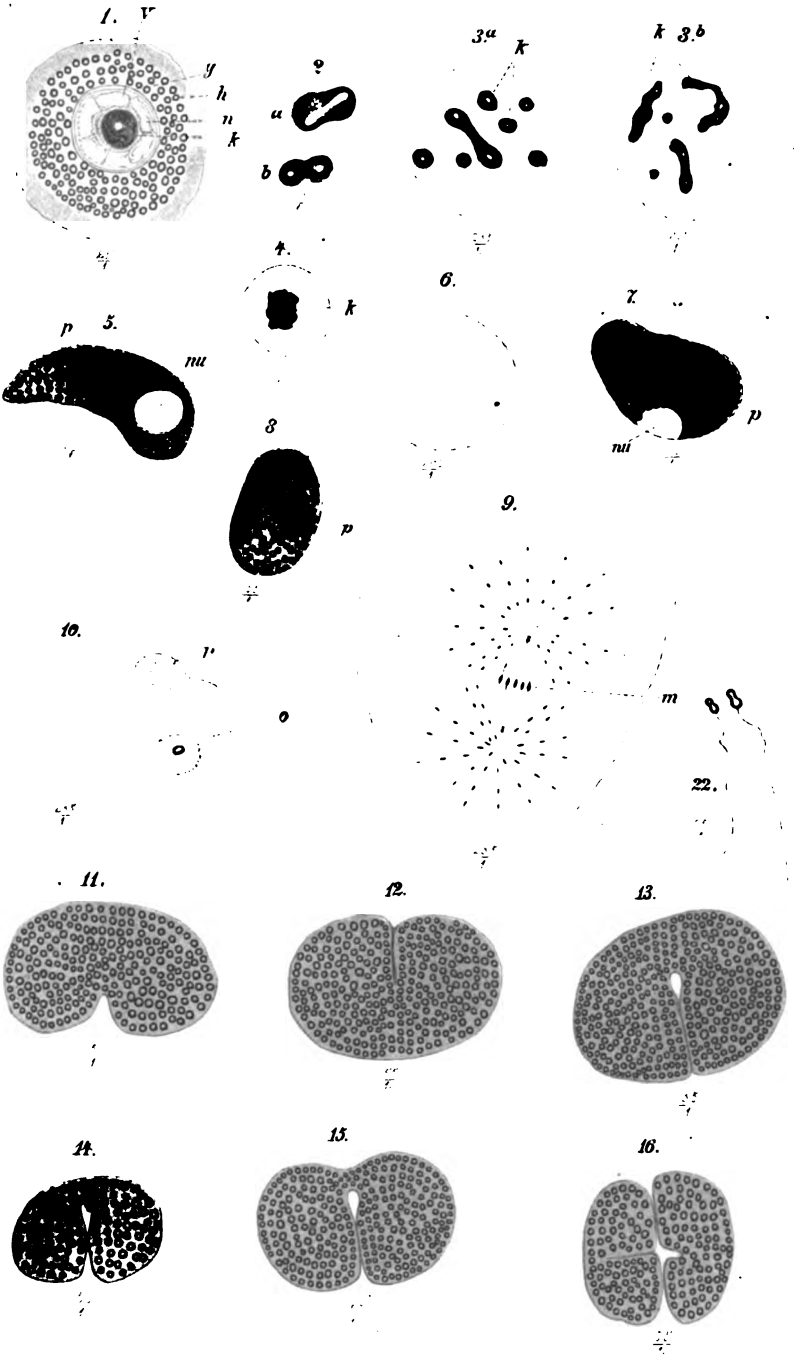


Fig. 8



Digitized by Google

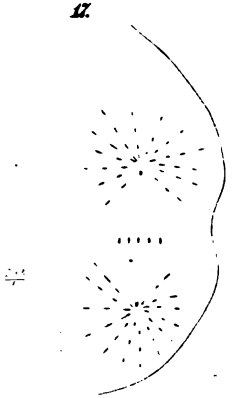
Digitized by Google



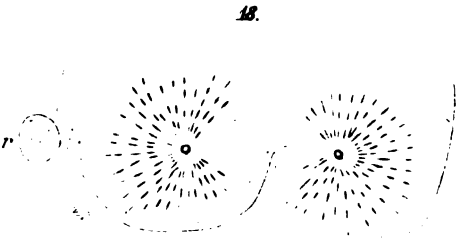
Digitized by Google

Digitized by Google

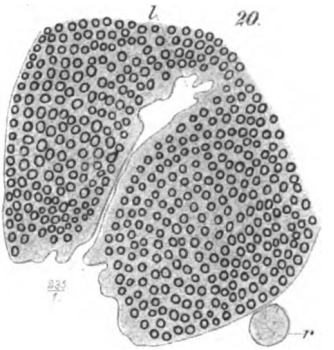
17.



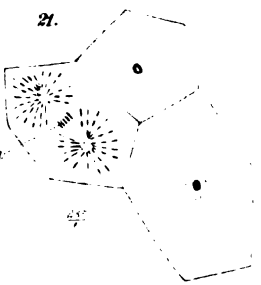
18.



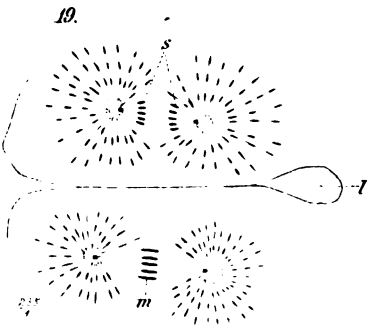
20.



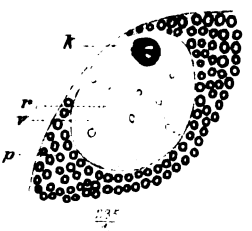
21.



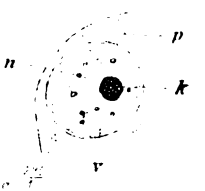
19.



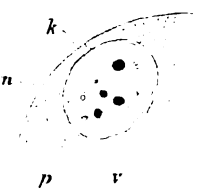
23.



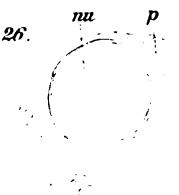
24.



25.



26.



Digitized by Google

Digitized by Google

Fig. 1.

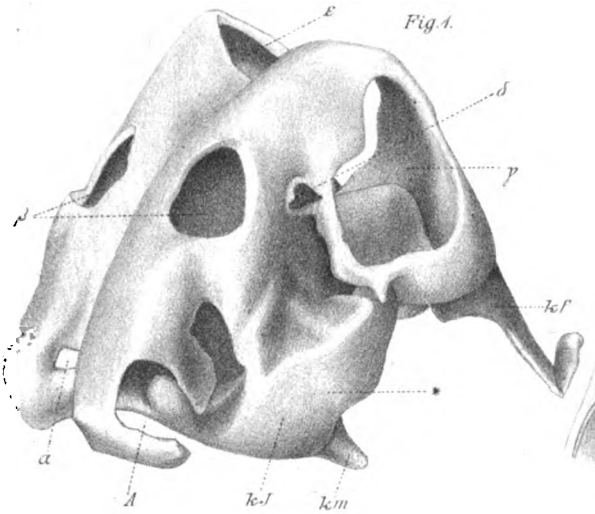
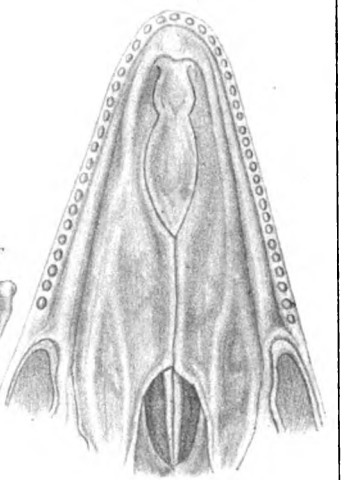


Fig. 4.



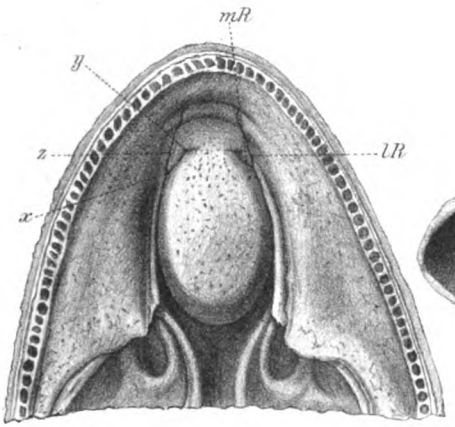


Fig. 2.

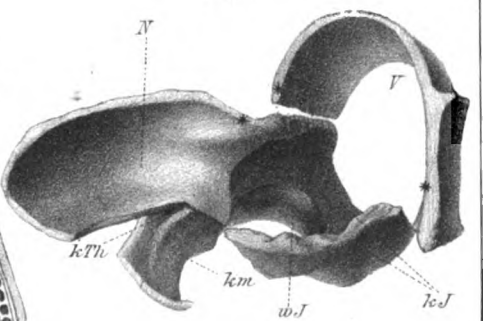
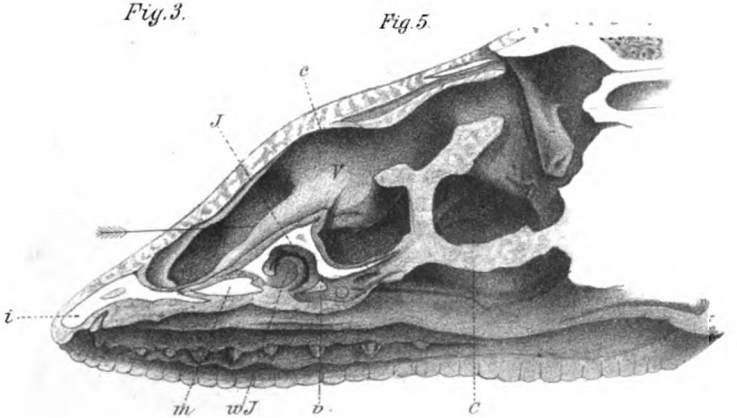


Fig. 3.

Fig. 5.



Unvericht, Rosenstein del. Verlag v. W. Engelmann in Leipzig.

Digitized by Google

Digitized by Google

Fig. 26.

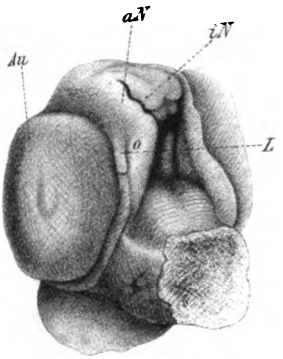


Fig. 23.

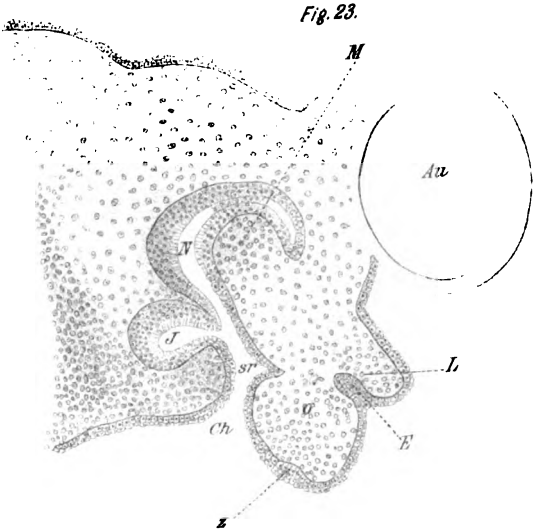


Fig. 25.

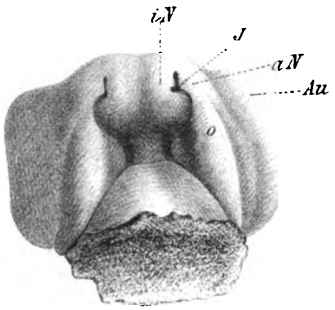


Fig. 24.

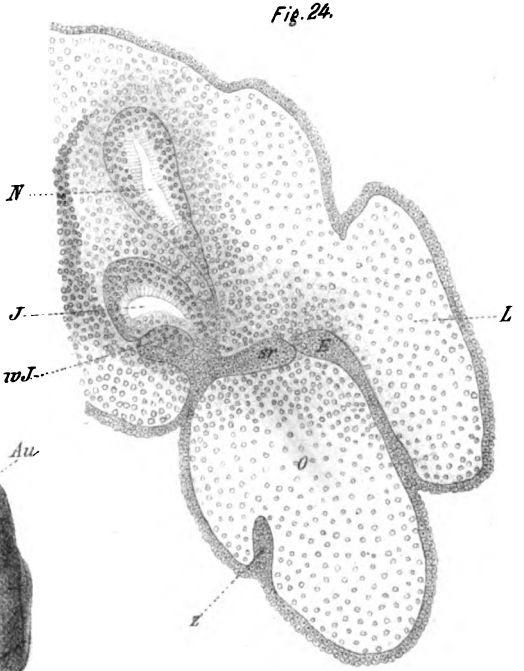
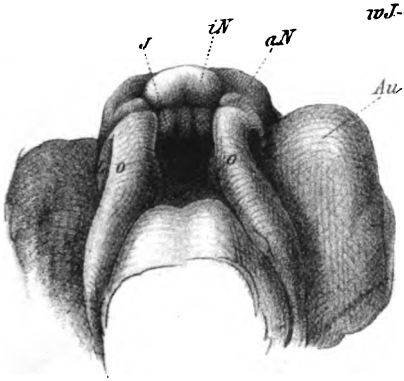


Fig. 27.



Rosenstein, Unvericht [illegible]

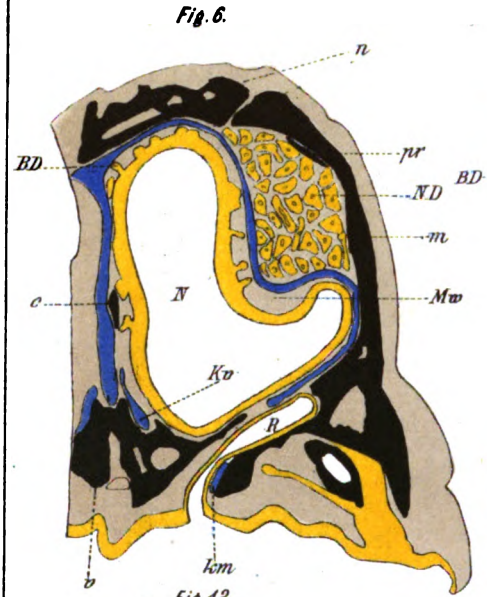
Verlag v. Wilh. Engelmann, Leipzig.

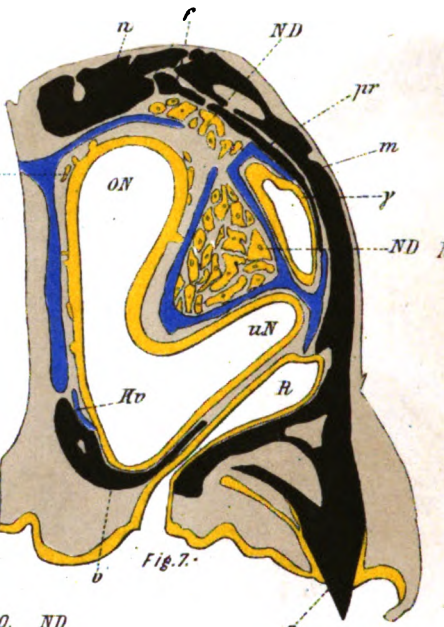
Lith. Anst. v. J. G. Bach, Leipzig

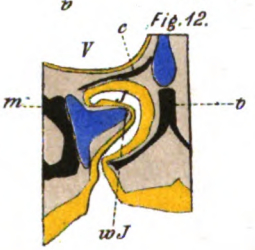
Digitized by Google

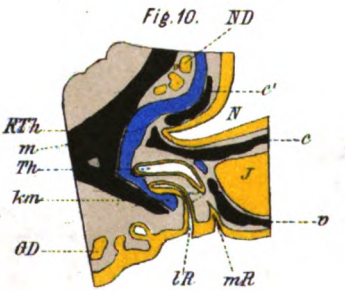
Digitized by Google

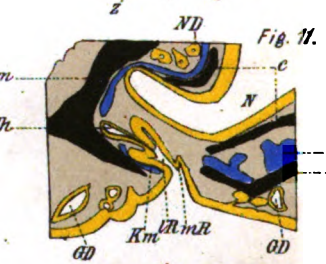
Digitized by Google

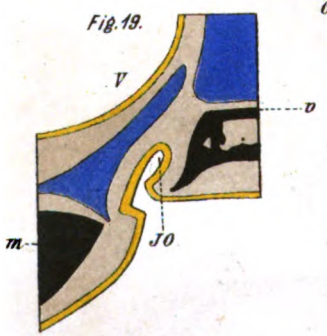


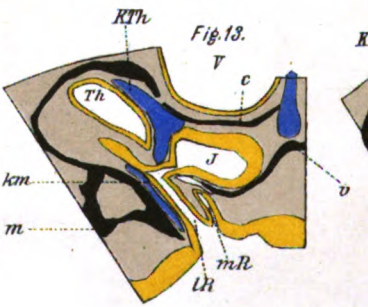


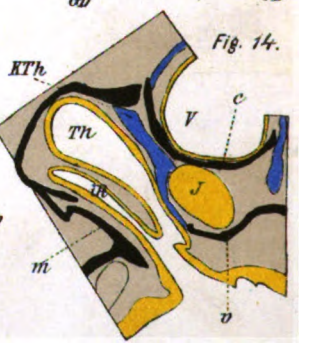


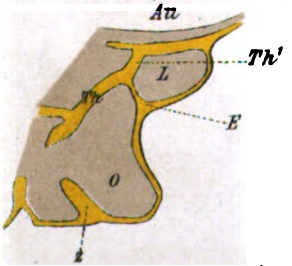


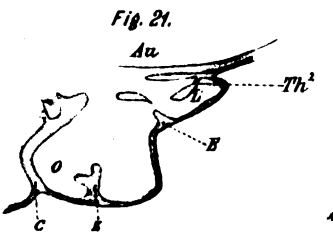


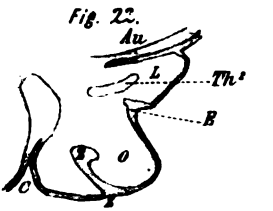




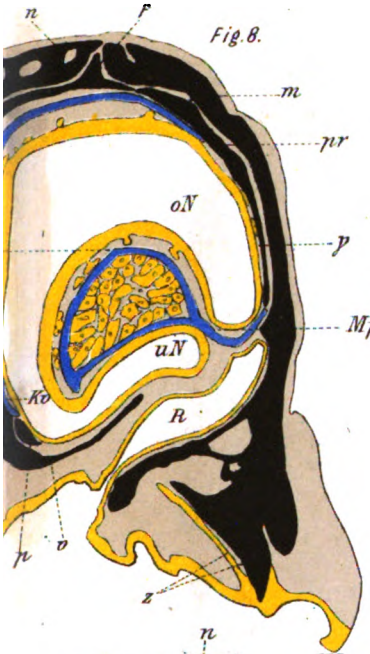


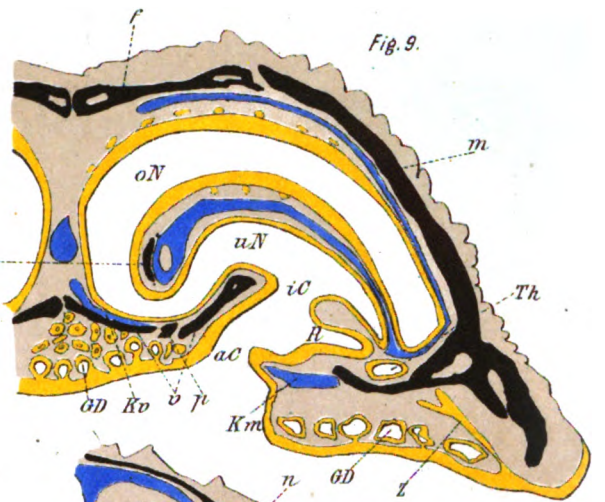


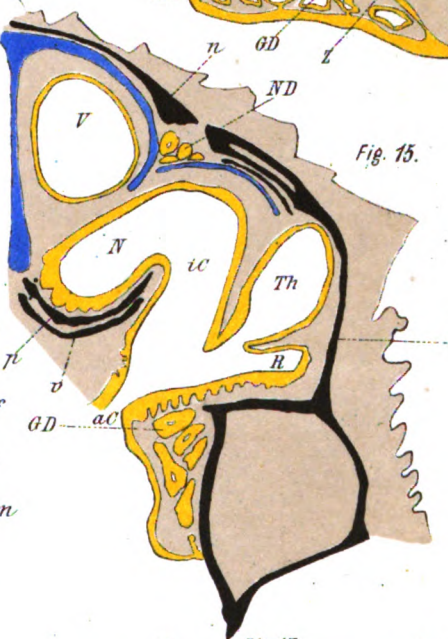


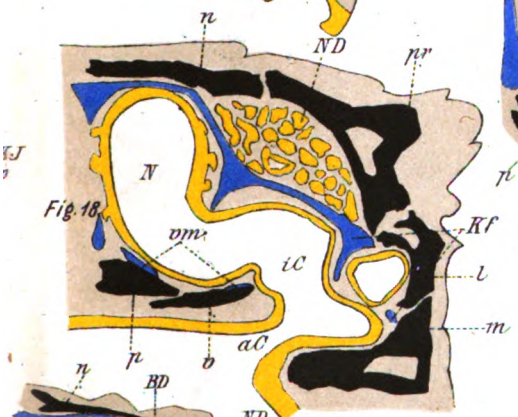


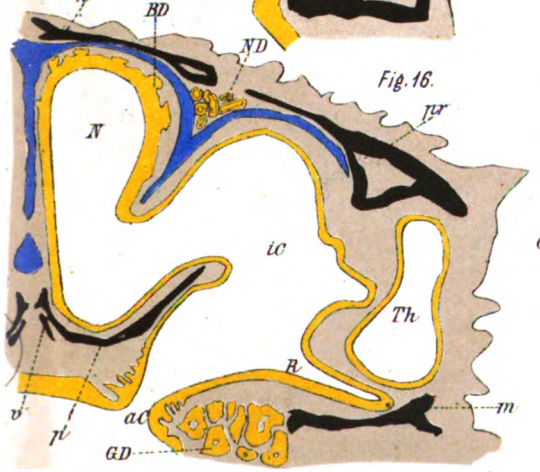
Digitized by Google

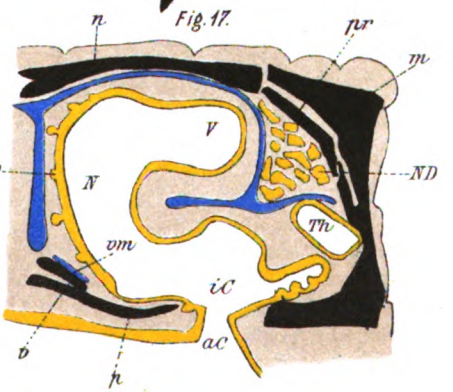




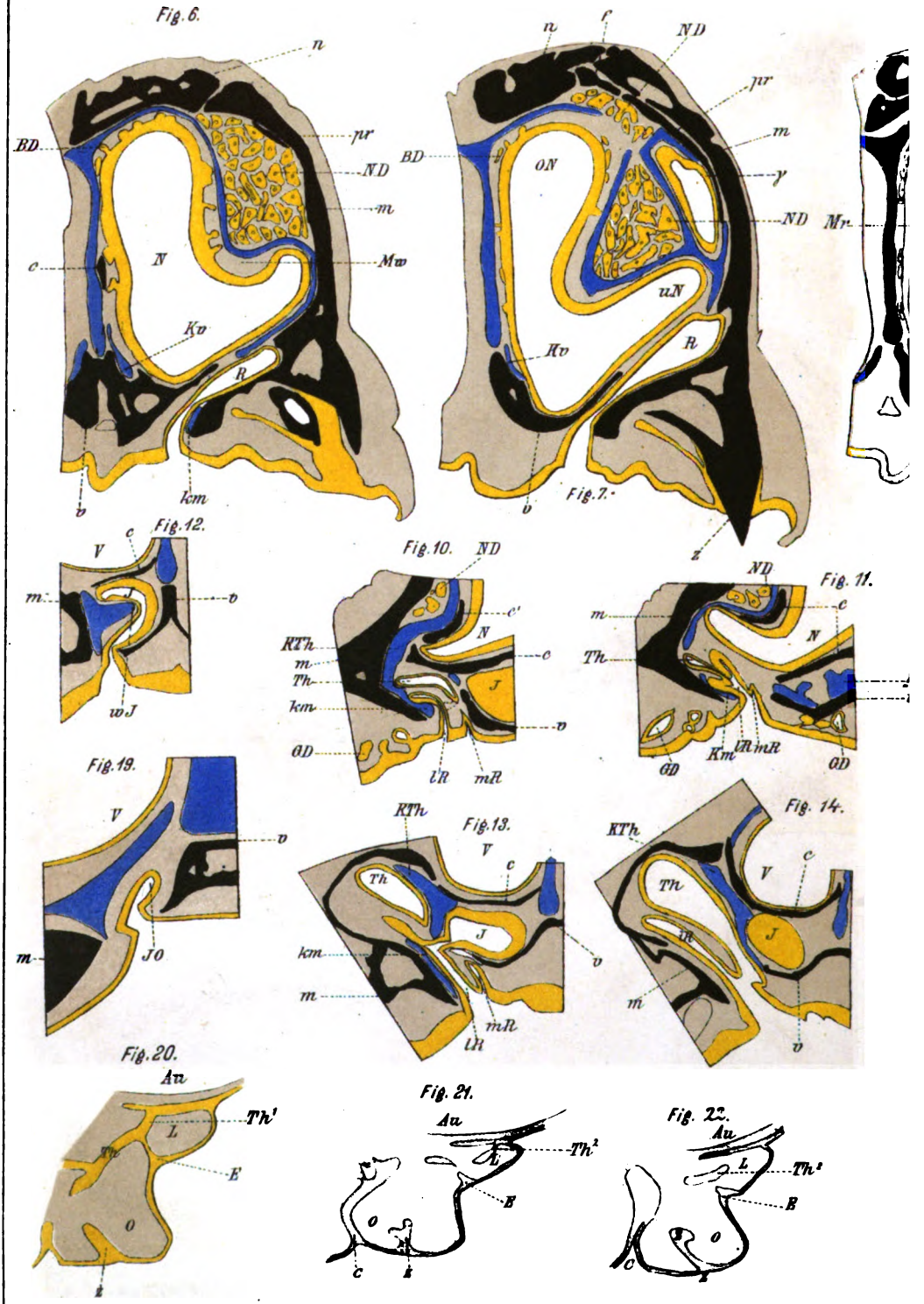








Digitized by Google
Lith. Anst. v. J. G. Bach Leipzig



Digitized by Google

Digitized by Google

Digitized by Google

Fig 2.

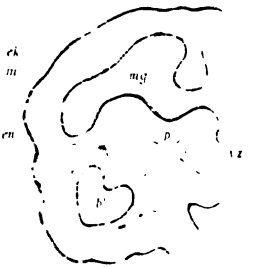


Fig 4.

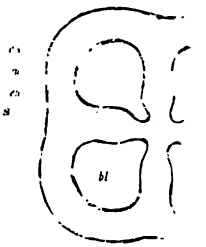


Fig 5.

Fig 6.

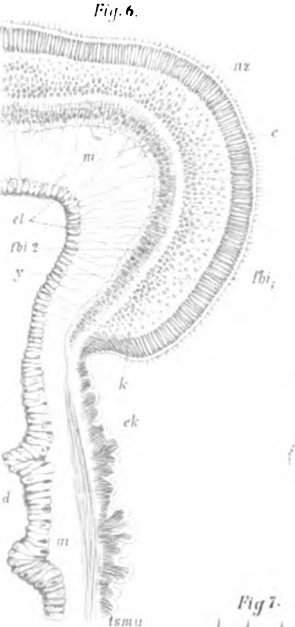


Fig 1.

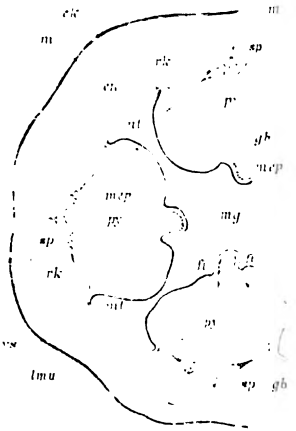


Fig 8.

Fig 3.

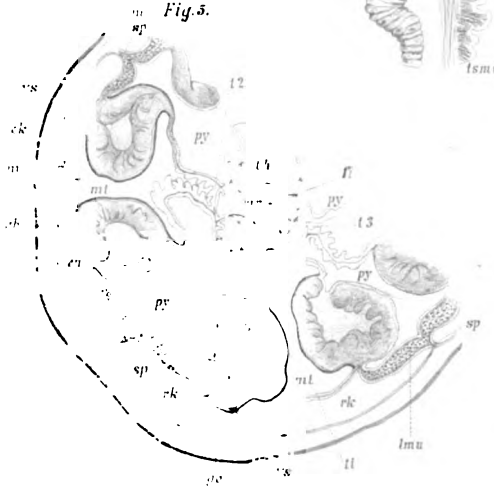


Fig 7.

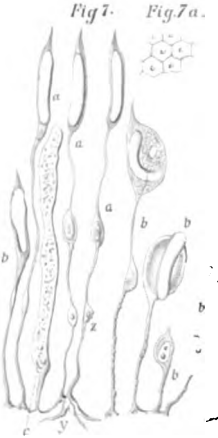
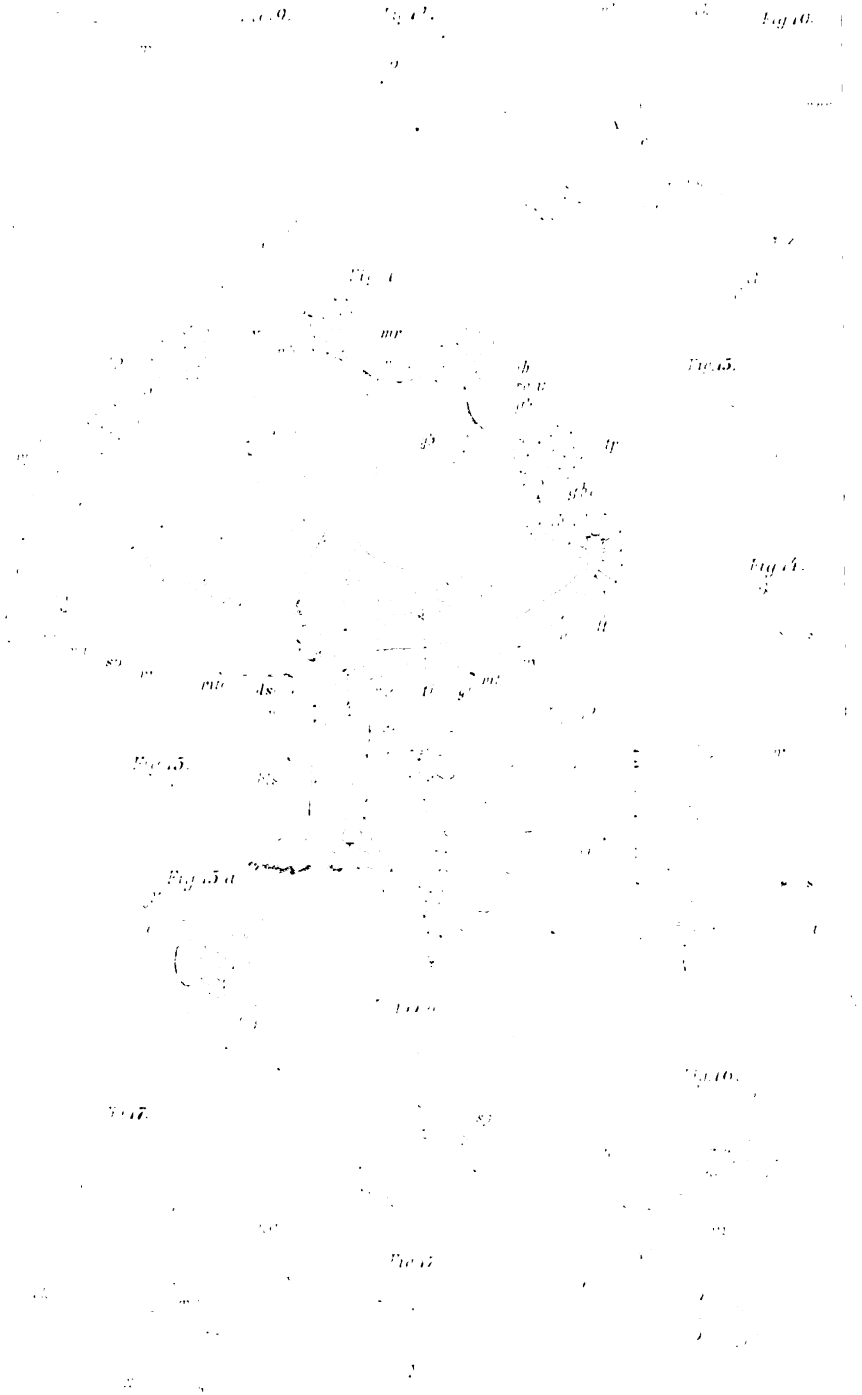


Fig 7a.

Digitized by Google

Digitized by Google



Digitized by Google

Fig. 18.

Fig. 19.

Fig. 22.

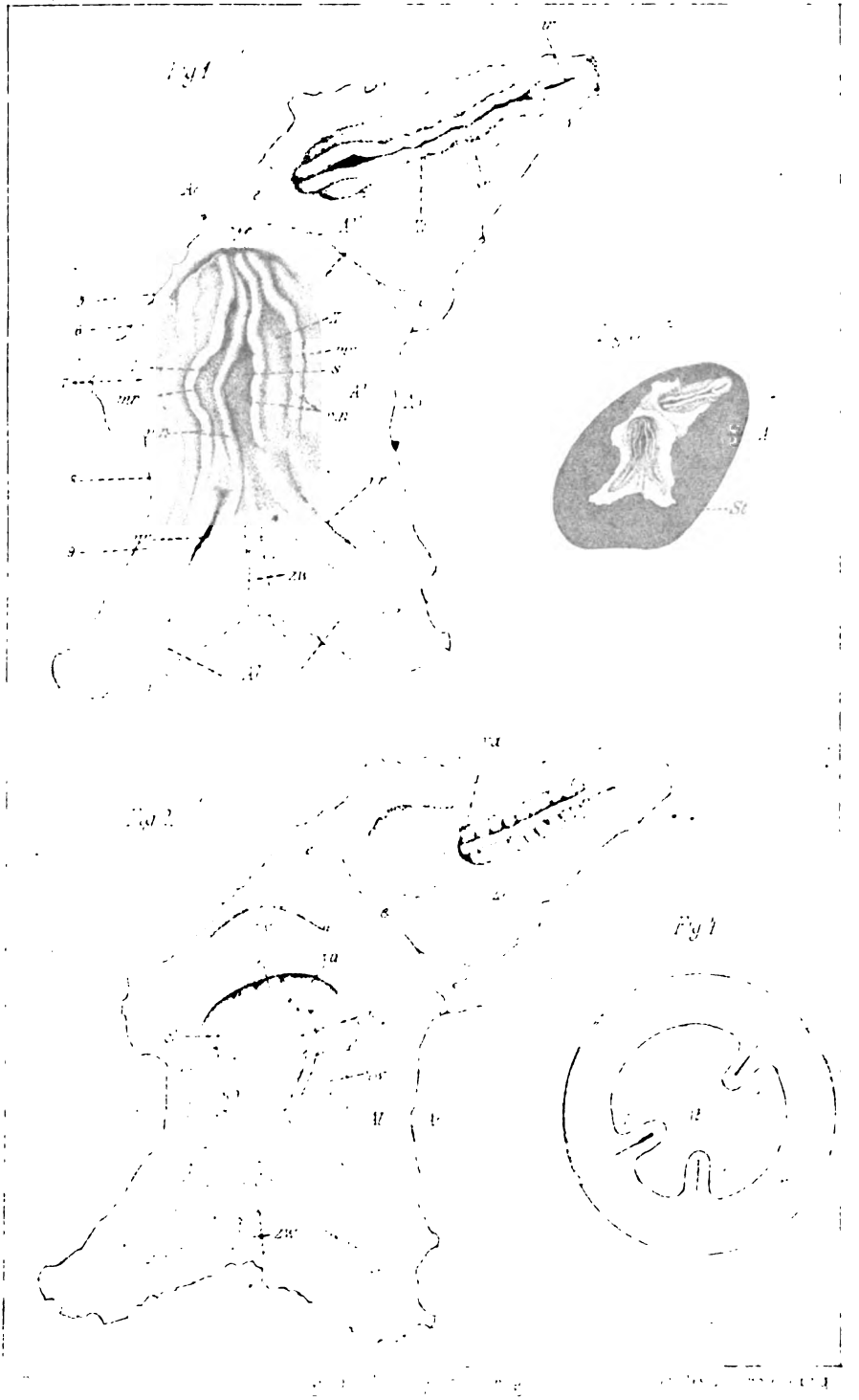
Fig. 20.

Fig. 29.

Fig. 28.

Digitized by Google

Digitized by Google



Digitized by Google

Digitized by Google

Fig 5

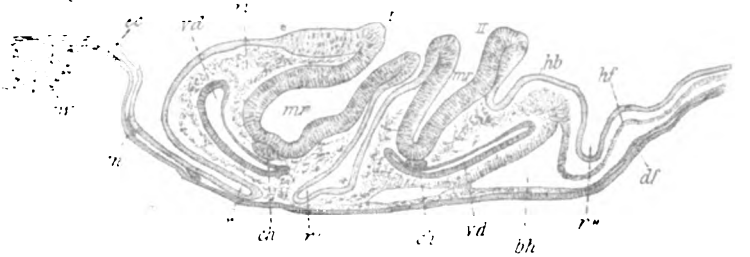


Fig 6

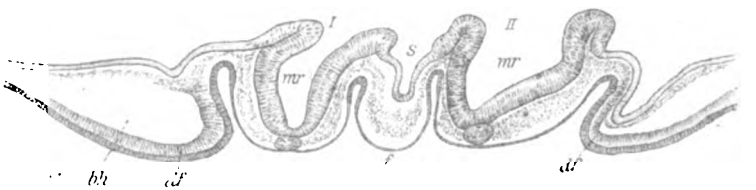


Fig 7

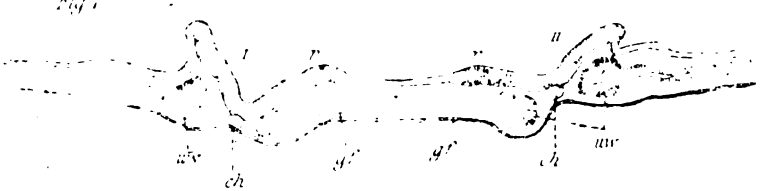


Fig 8

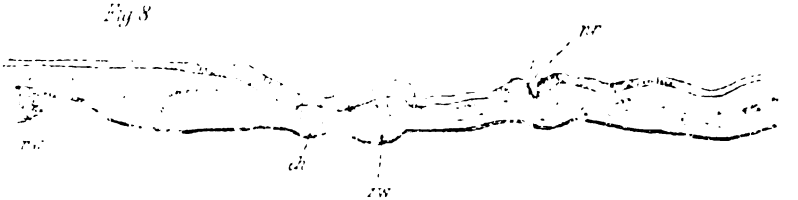
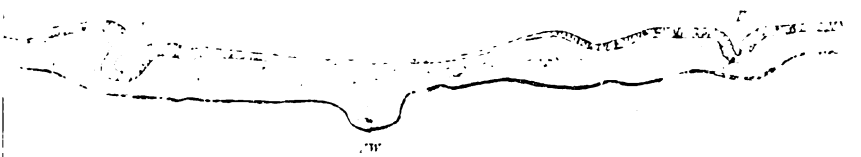


Fig 9



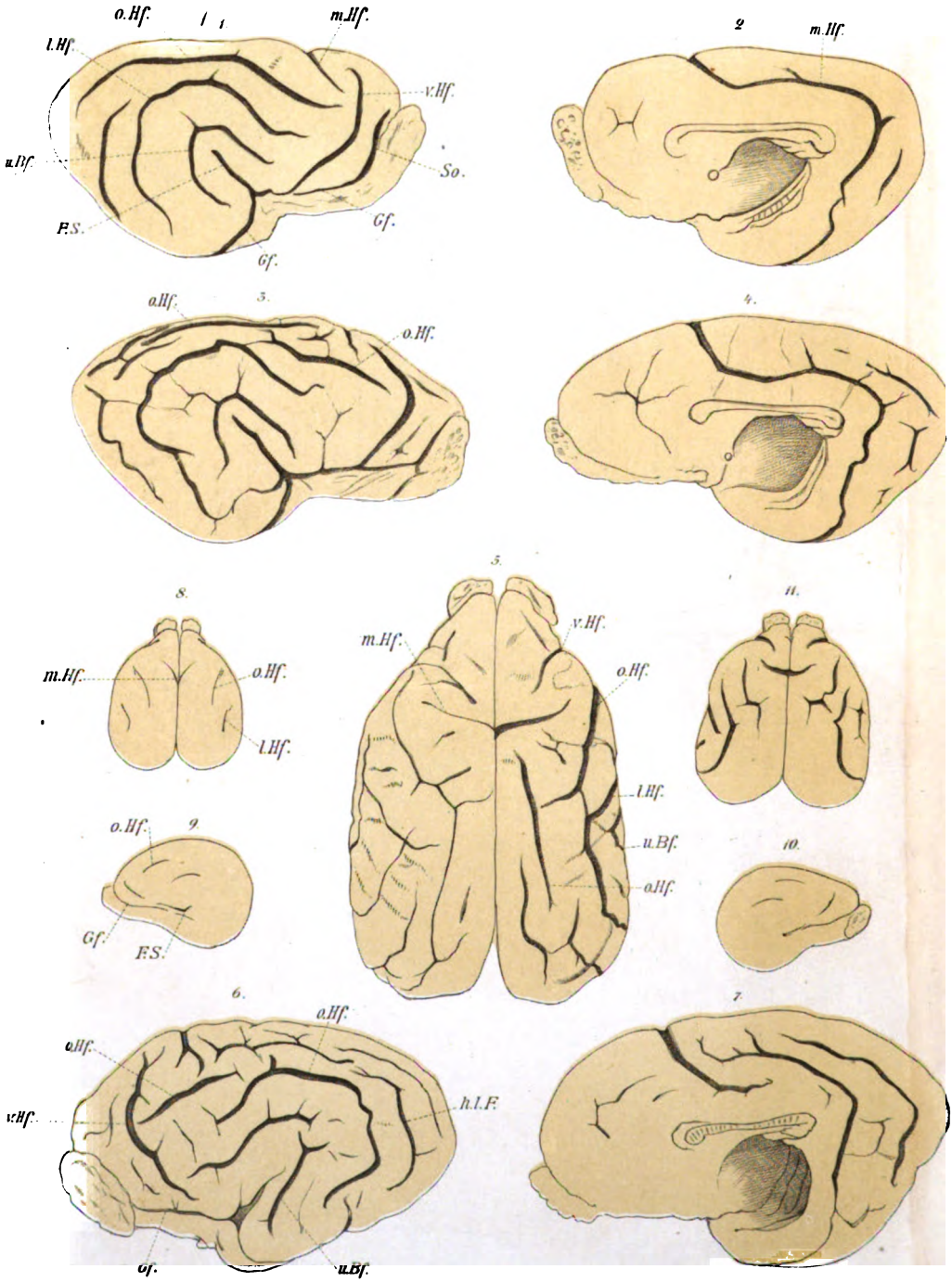
Digitized by Google

Digitized by Google

Digitized by Google

Digitized by Google

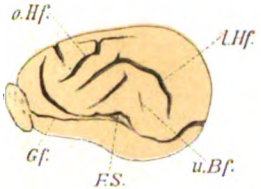
Digitized by Google



Canina. 1 — 22 C. vulpes. 1 2 C. familiaris

Digitized by Google

12.

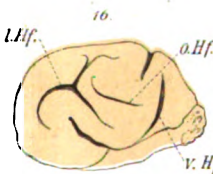


13.

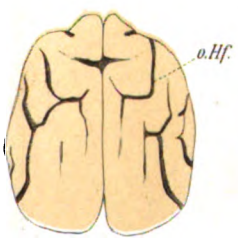
14.

15.

16.



17.

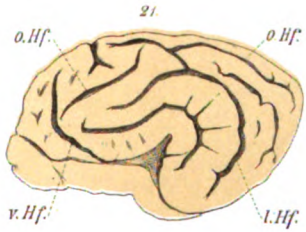


18.

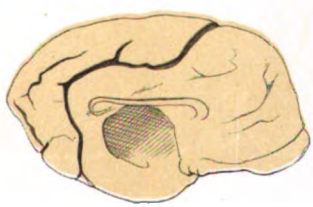
19.

20.

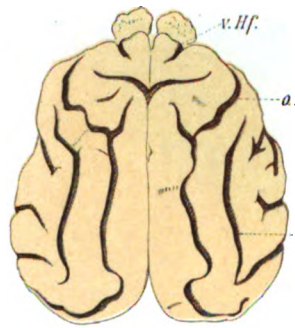
21.



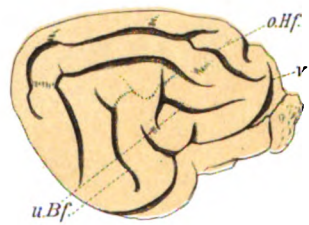
22.



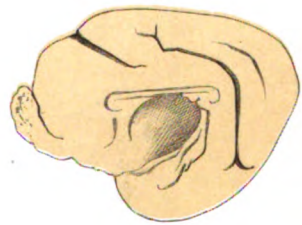
23.



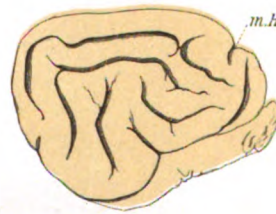
24.



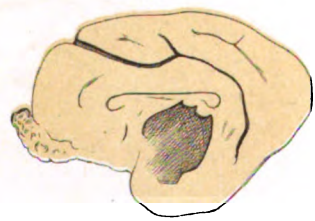
25.



26.



27.

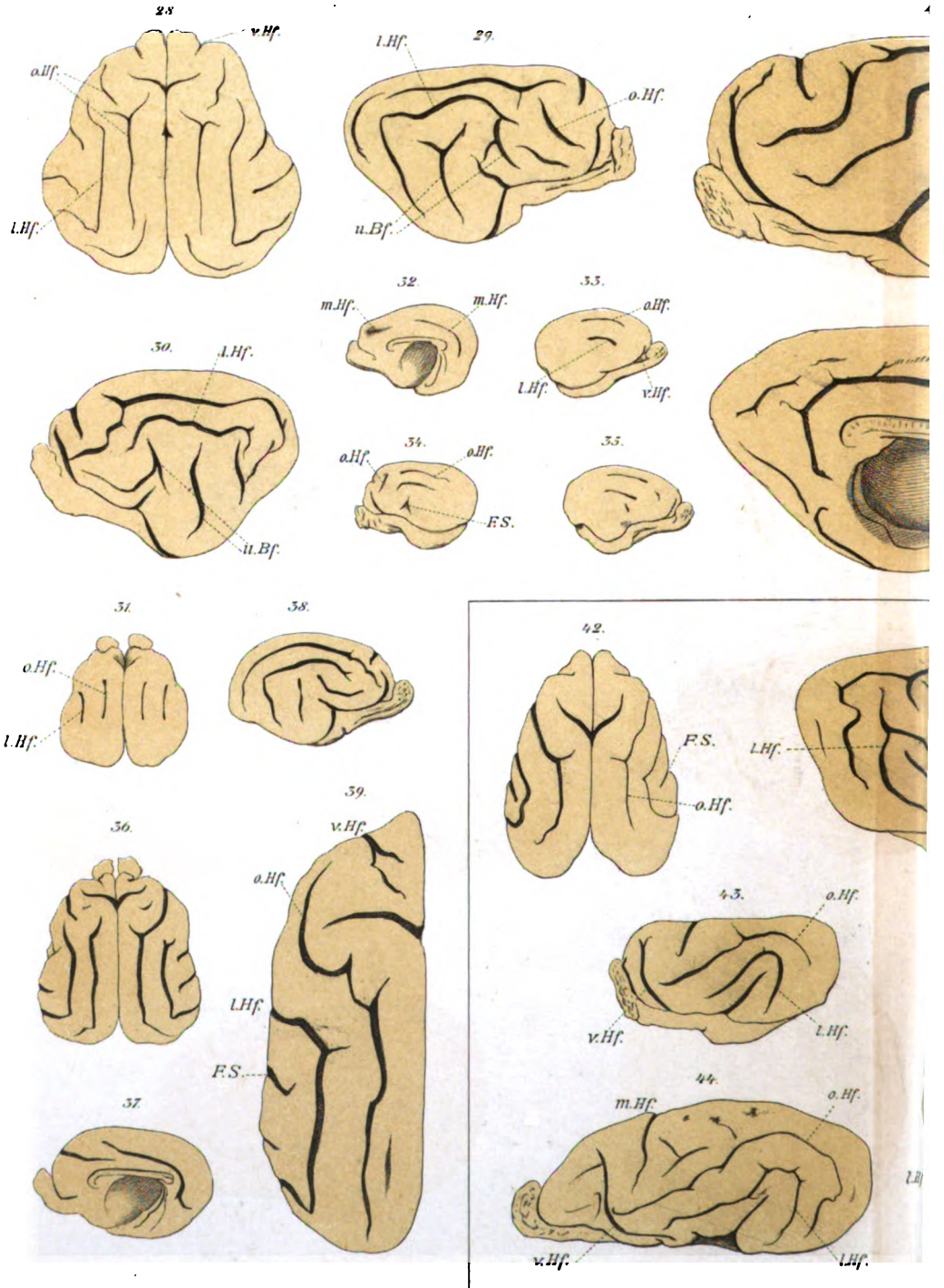


– 22. – Felina: 23–27 (41). Felis catus dom. 23–27 (38)

Digitized by Google

Digitized by Google

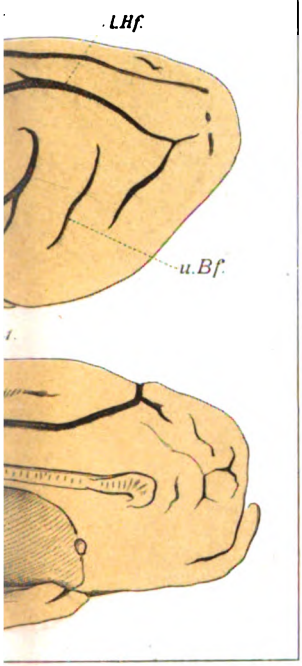
Digitized by Google

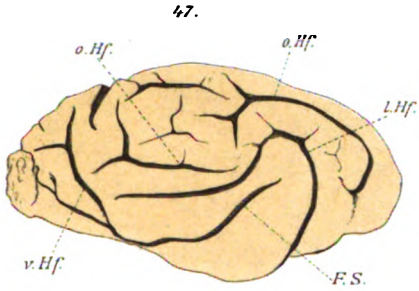


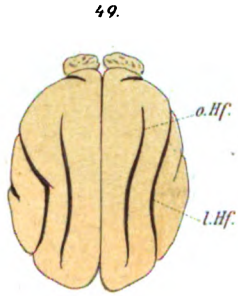
Verlag v. W. ...

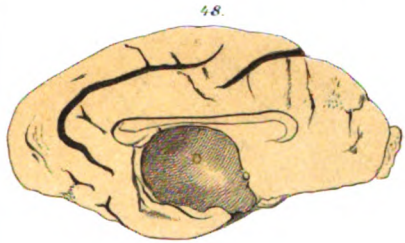
Felina (23) 28 – 41. *F. catus dom.* (23) 28 – 38. *Hyaena* 39 – 41. – *Ursina* 42 – 54. *H*
Herpestes 32 – 34. – *Schema*

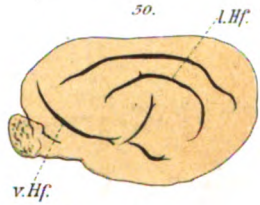
Digitized by Google

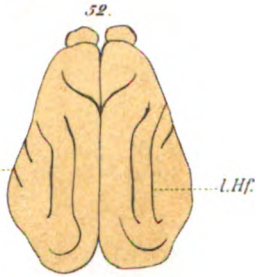


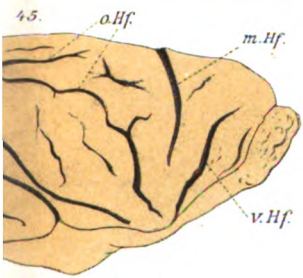


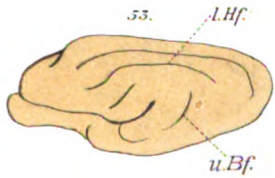


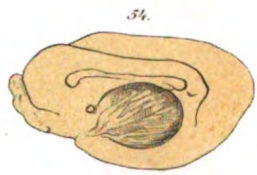


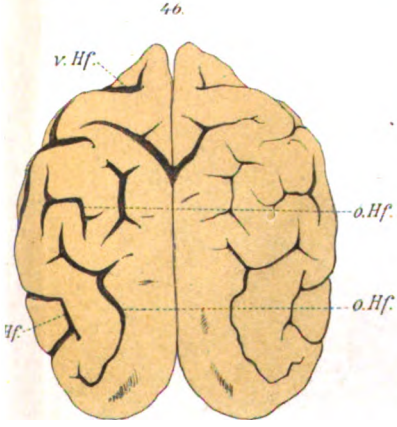


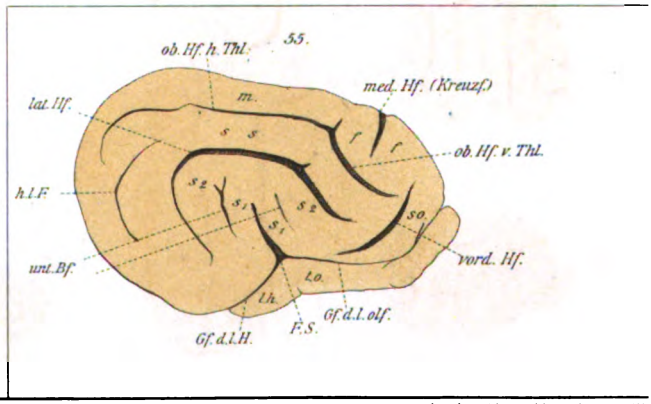






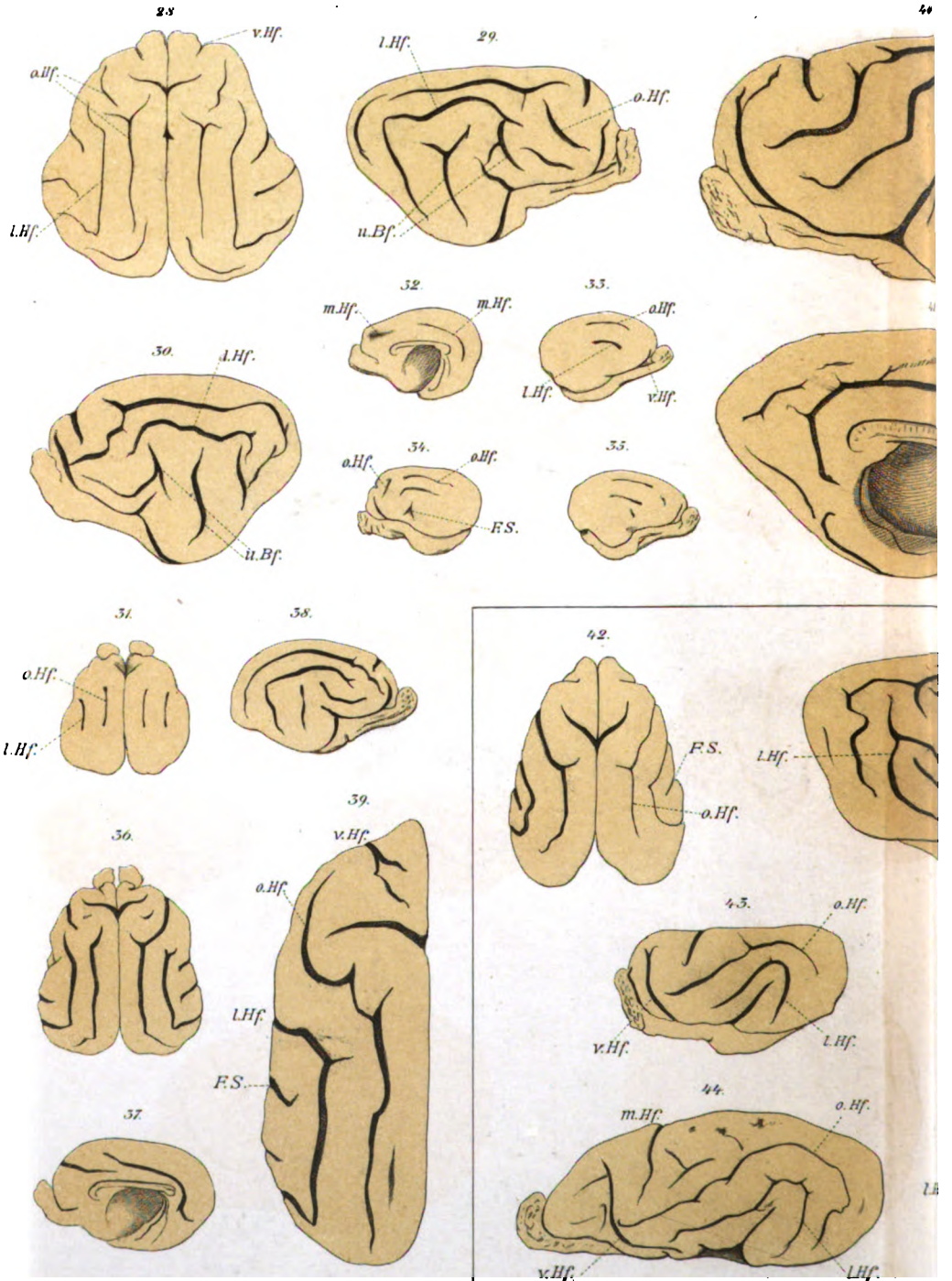






Mustela putorius 42 – 43. Nasua 44. Lutra 45. Procyon 46 – 48. Genetta 49 – 51. atisches Carnivorenhirn: 55.–

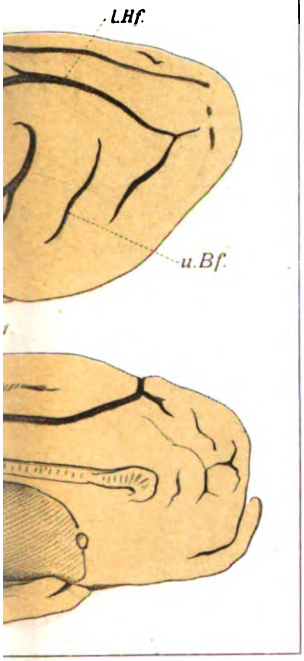
Digitized by Google

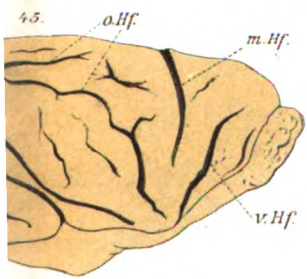


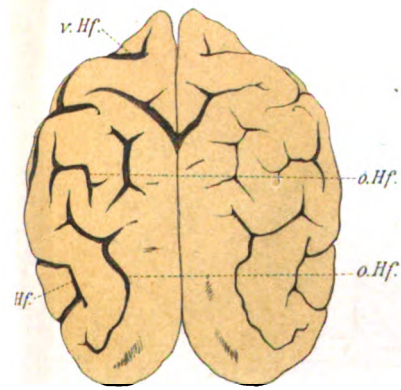
Verlag v. Wilh. Engelmann, Leipzig.

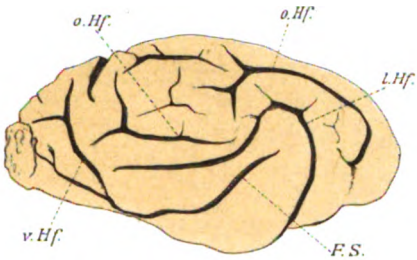
Felina (123) 28 – 41. *F. catus dom.* (123) 28 – 38. *Hyaena* 39 – 41. – *Ursina* 42 – 54. – *Herpestes* 32 – 34. – *Schem*

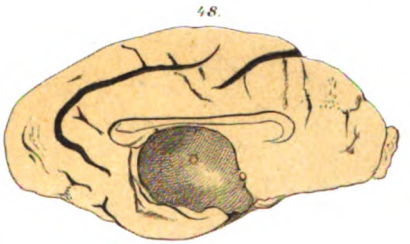
Digitized by Google

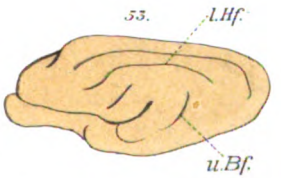


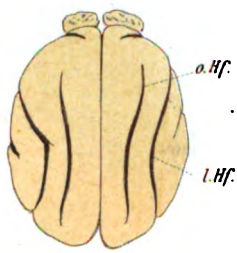


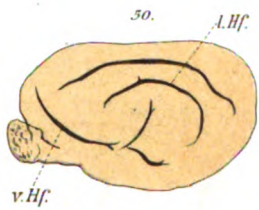


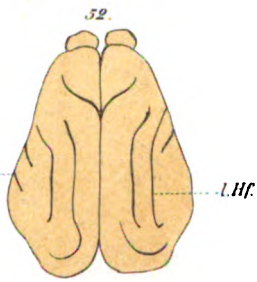


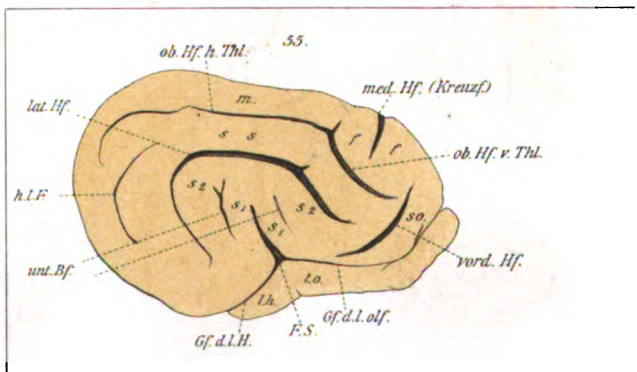












Digitized by Google

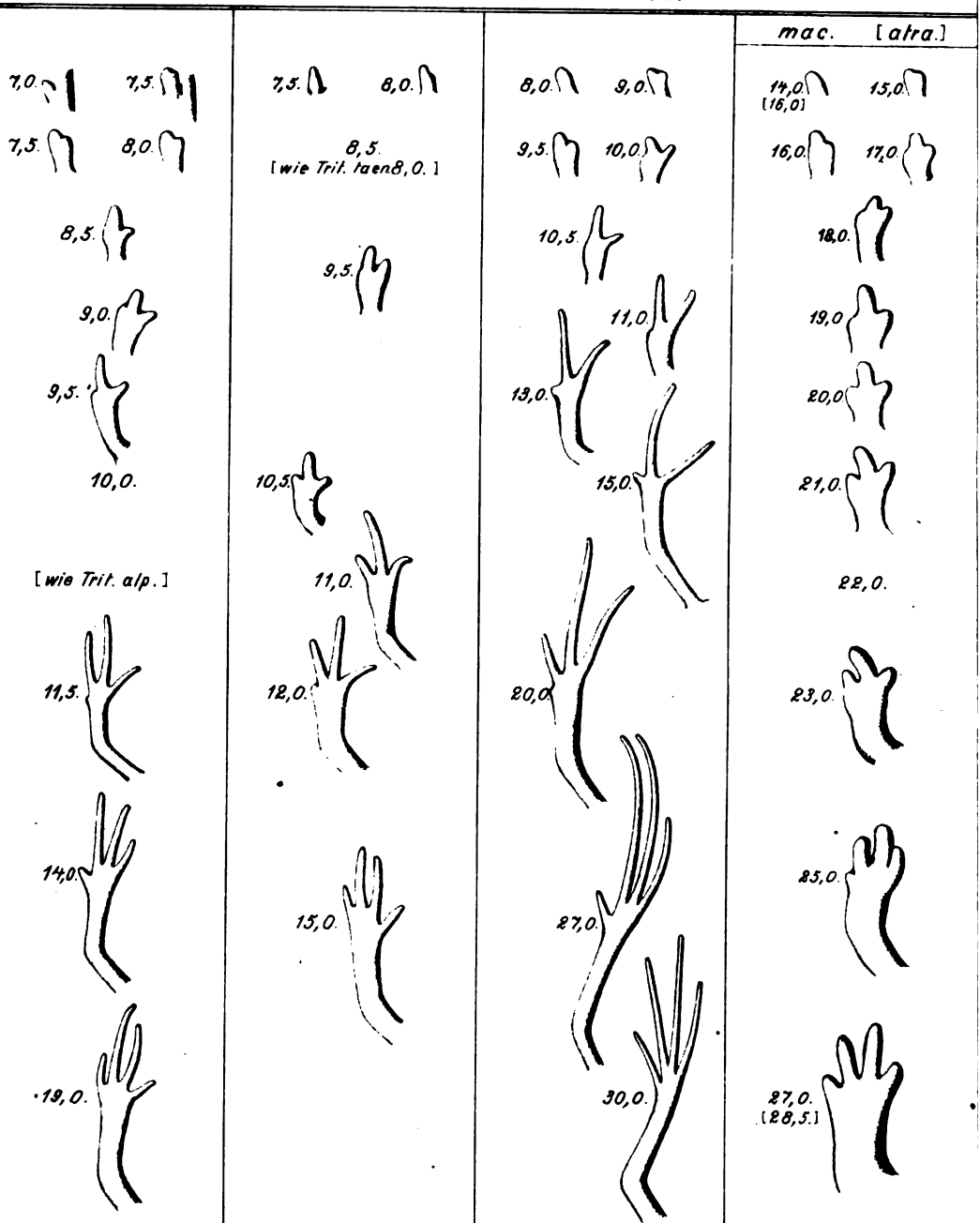
Mustela putorius 42 – 43. *Nasua* 44. *Lutra* 45. *Procyon* 46 – 48. *Genetta* 49 – 51.
atisches Carnivorenhirn: 55.–

Digitized by Google

Digitized by Google

Triton taen.	Triton alp.	Triton crist.	Salam.

Vordere Extremitaet.



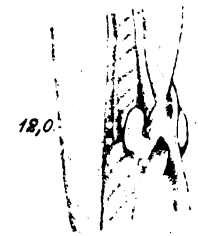
H. Strasser del

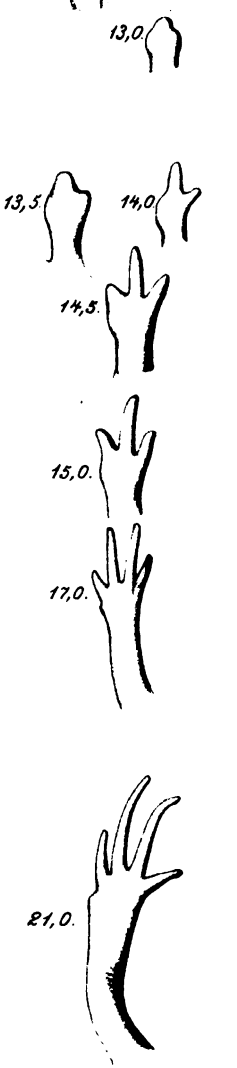
Verlag v. Wilh. E...

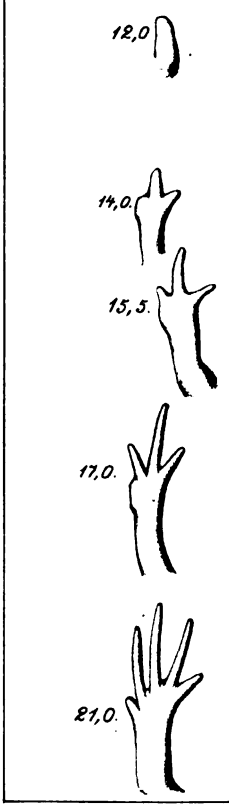
Digitized by Google

Hintere Extremitaet.

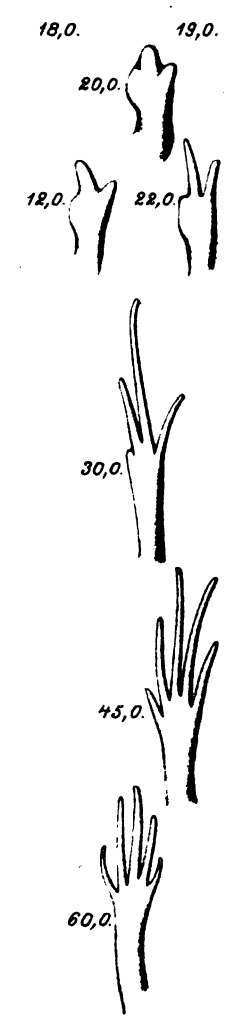
Triton taen.	Triton alp.	Triton crist.	Salam.	
			macul.	atra.
12,0.	11,0. Niedriger Hoecker.	14,0.	14,0.	15,0.
	11,5. Warze.	16,0.	16,0.	17,0.
	12,0. Zapfen.	17,0. u. 18,0.	20,0.	



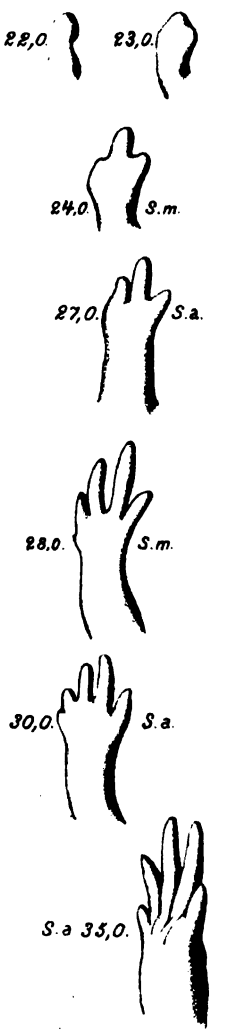




Trit. taen.



Sal. mac.



:lmann, Leipzig.

Lith Anst v J G Bach, Leipzig

Digitized by Google

Digitized by Google

Fig. 2.

Fig. 6.

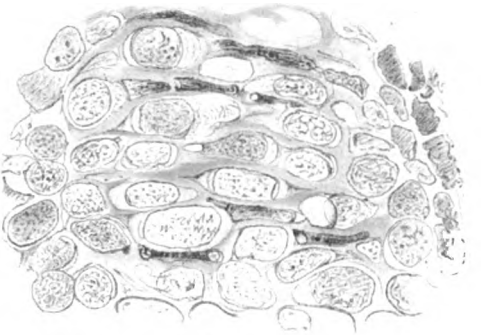


Fig. 7.

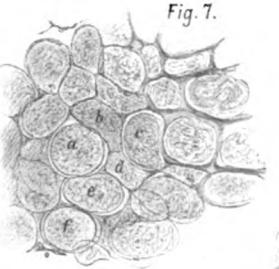


Fig. 3.

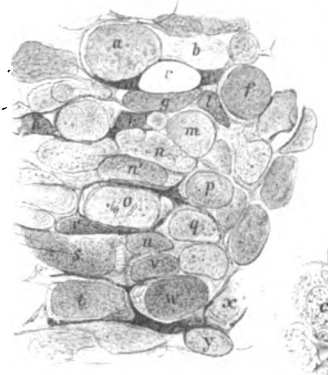


Fig. 1.

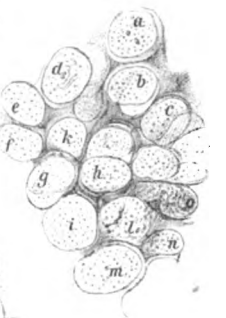


Fig. 8.

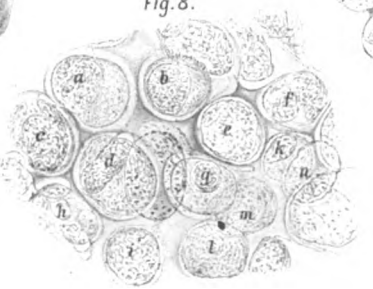
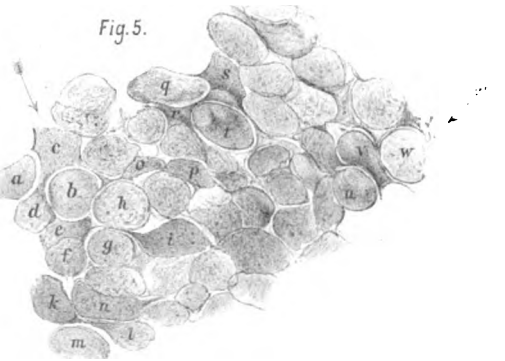


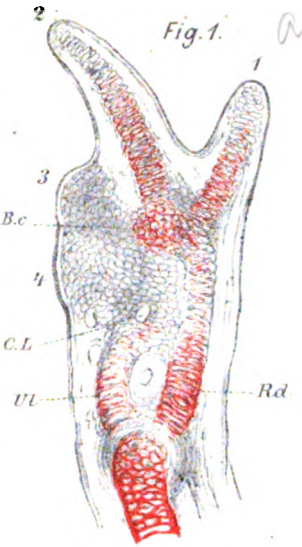
Fig. 4.

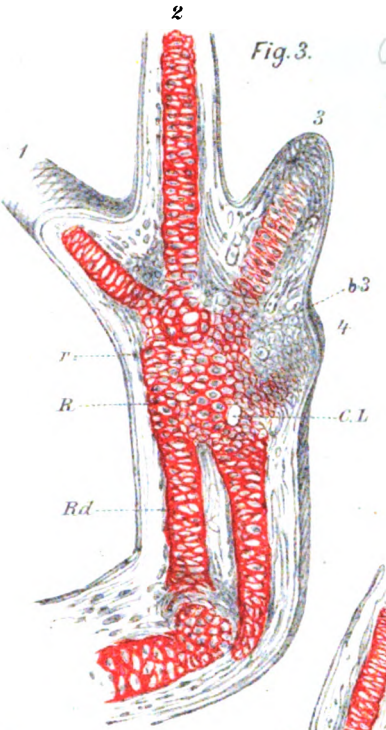
Fig. 5.

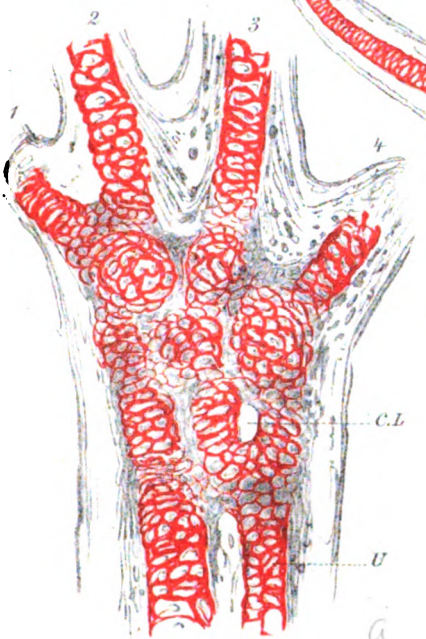


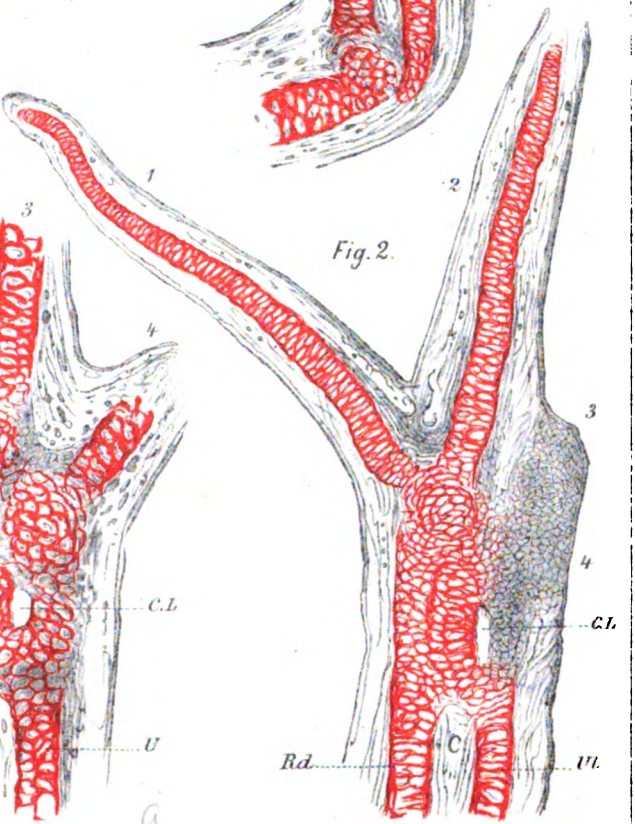
Digitized by Google

Digitized by Google









Verlag v. Wilh. Engelmann, Leipzig.

Digitized by Google

Digitized by Google

Fig. 6.

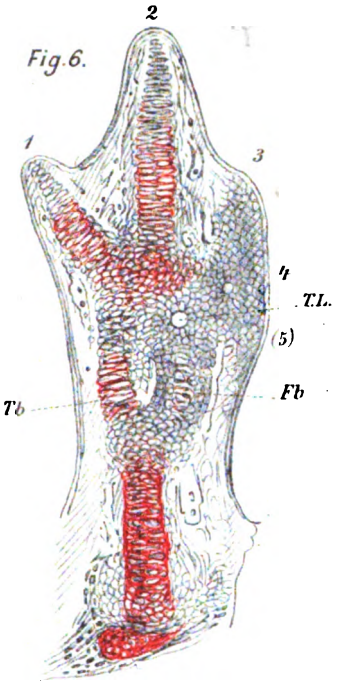


Fig. 7.

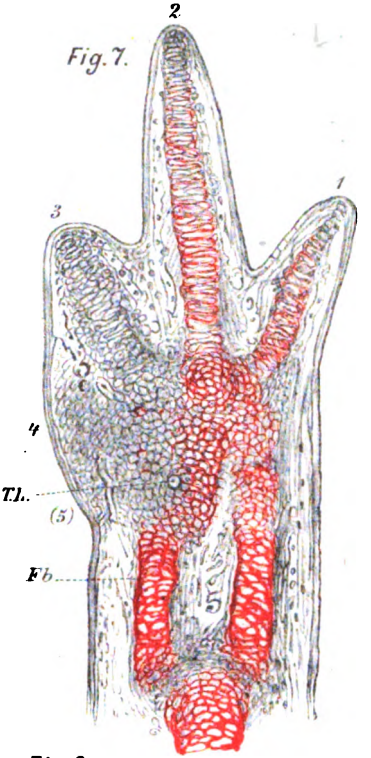


Fig. 5.

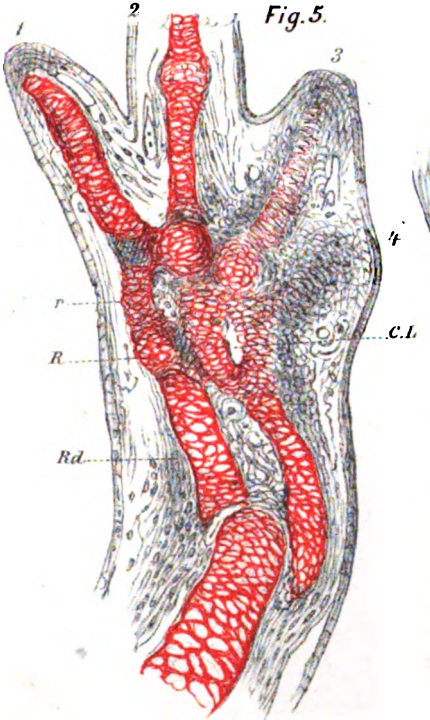
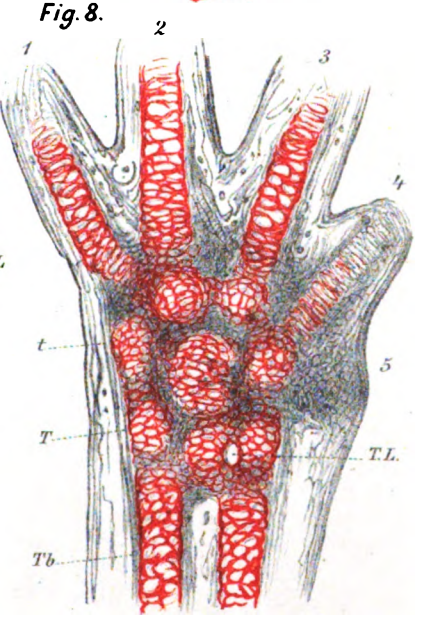


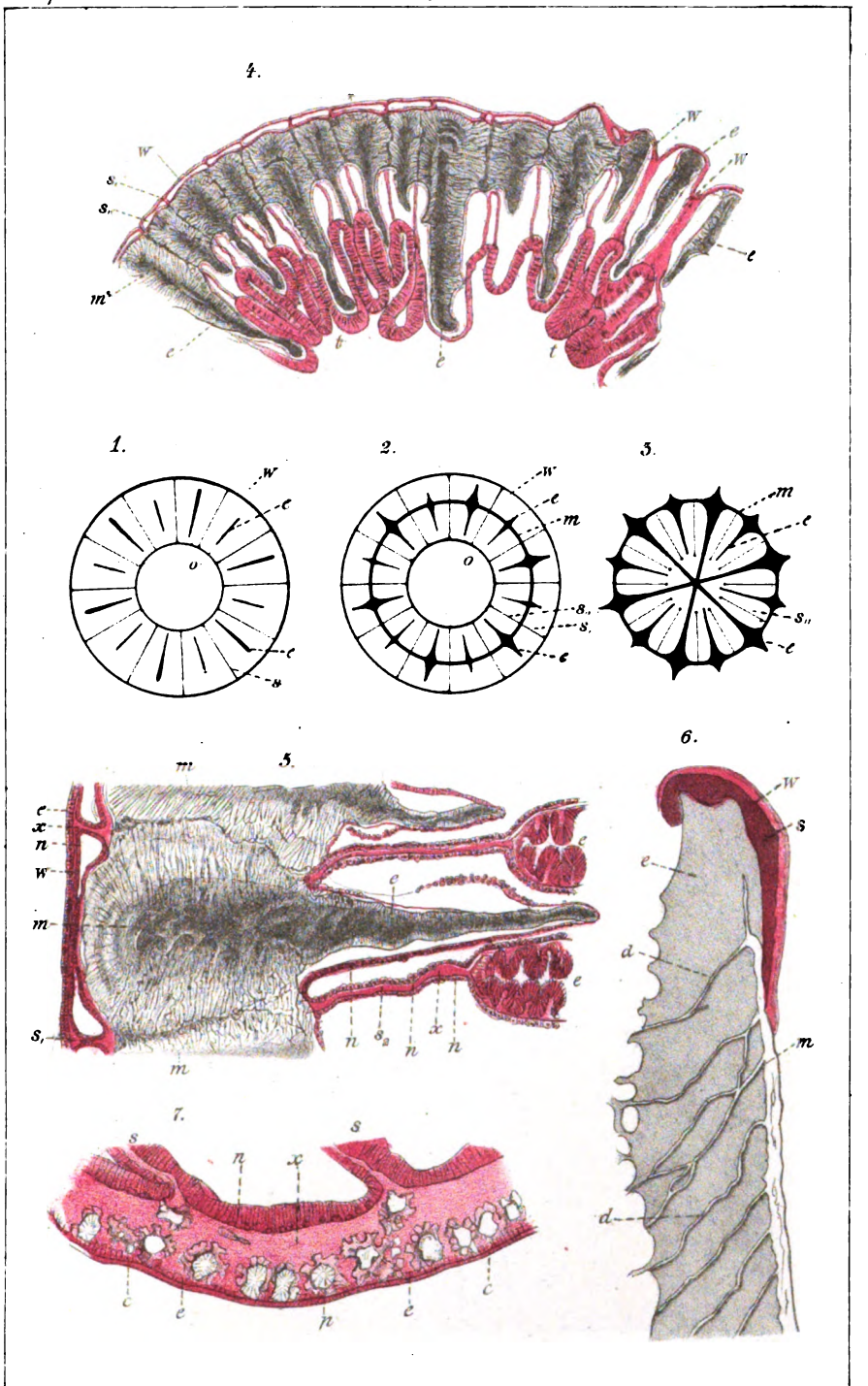
Fig. 8.



Verlag v. Wilh. Engelmann Leipzig.

Digitized by Google

Digitized by Google



V. Engelmann. Verlag v. W. Engelmann Leipzig Lith. Anst. v. J. G. Bach Leipzig

Digitized by Google

Digitized by Google

Digitized by Google

Fig. 1. (Columba. Ax.).

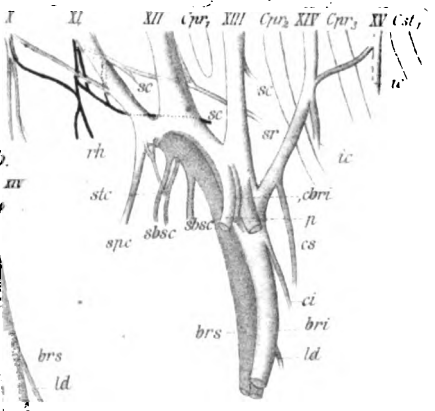


Fig. 1 b.

Fig. 4. (Columba. Br.).

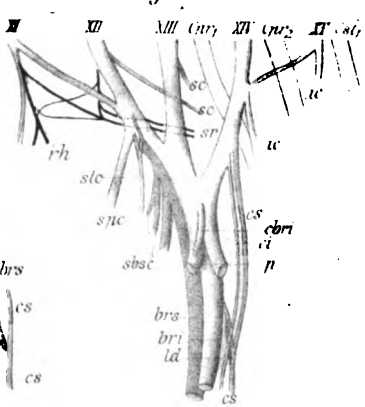


Fig. 4 b.

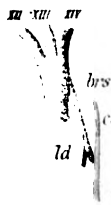


Fig. 2. (Columba. B 1.).

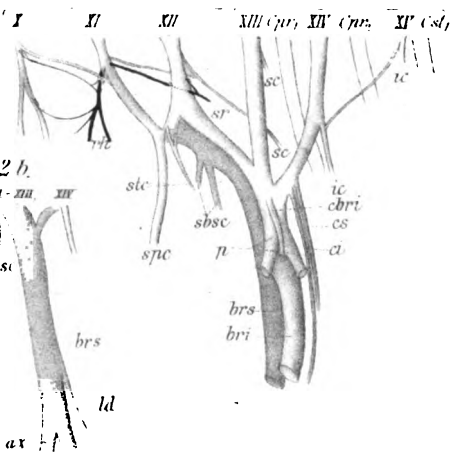


Fig. 2 b.

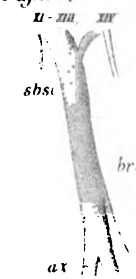


Fig. 5. (Columba. Dr.).

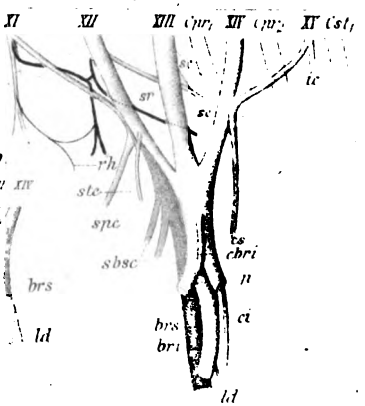


Fig. 5 b.

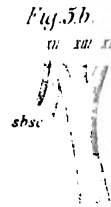


Fig. 3. (Columba. C.r.).

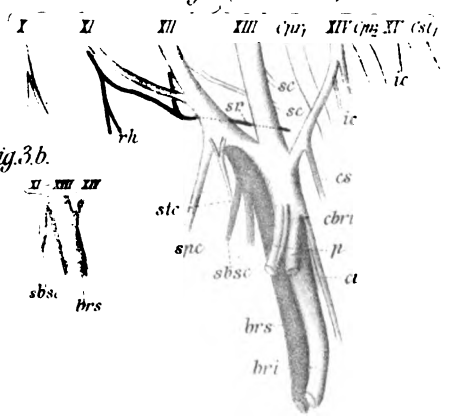


Fig. 3 b.

Fig. 6. (Columba. E 1.).

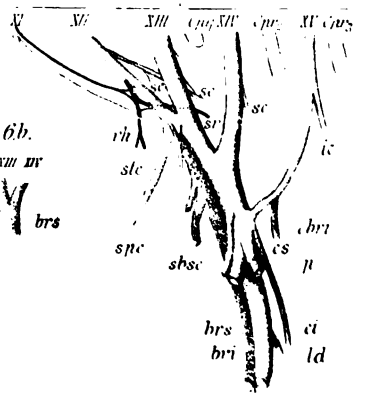


Fig. 6 b.

Digitized by Google

Fig 7. (Columba. Er.).

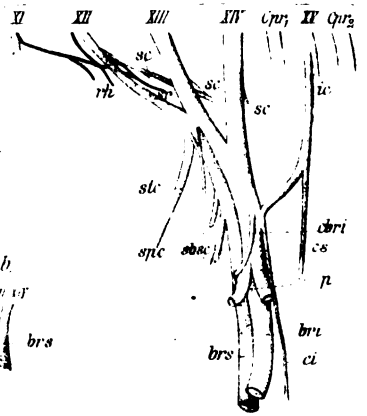


Fig.7.b.

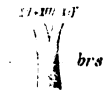


Fig.8. (Picus A.d.).

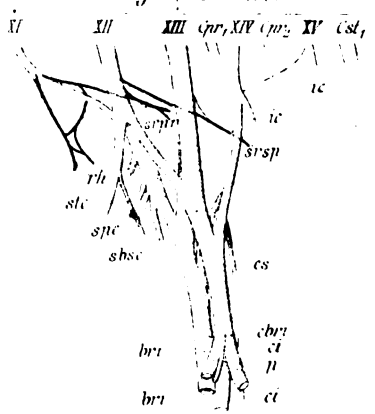


Fig.9. (Picus Cr.).

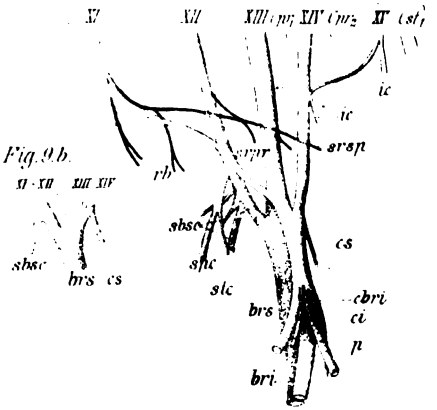


Fig.9.b.

Fig.10. (Garrulus. A.d.).

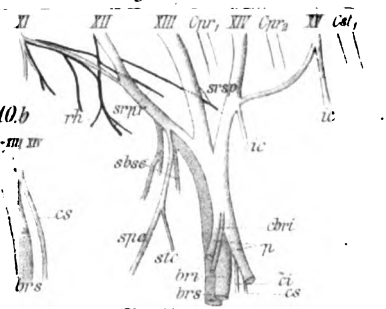


Fig.10.b

Fig.11. (Garrulus B.d.).

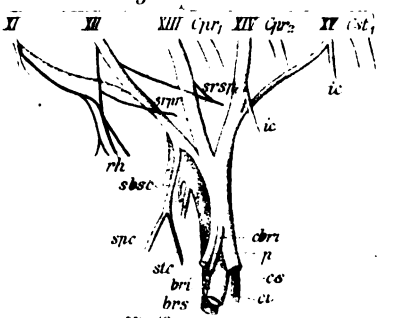


Fig.12. (Garrulus. C.d.).

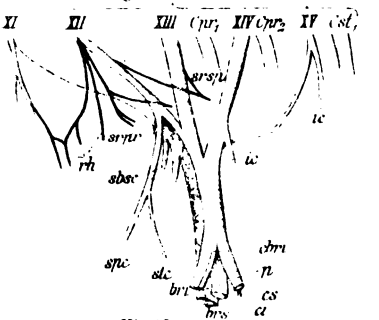
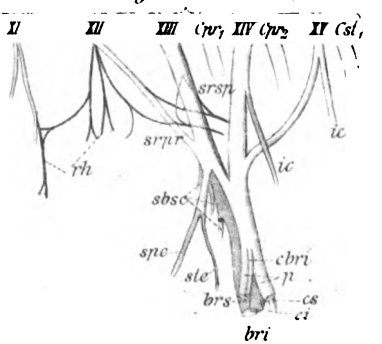


Fig.13. (Garrulus.D.d.).



Digitized by Google

Digitized by Google

Digitized by Google

Fig. 14. (Anser: A.)

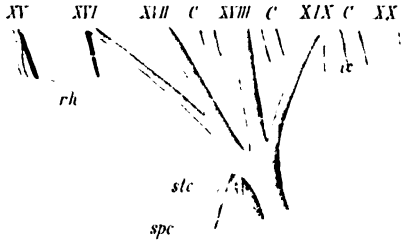


Fig. 15. (Anser: B.)

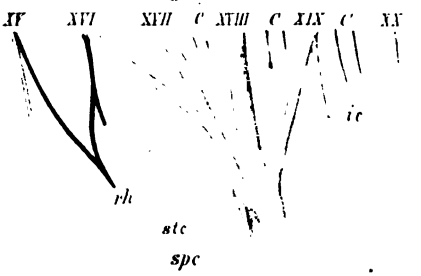


Fig. 16. (Anser: C.)

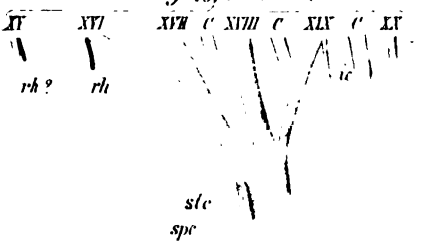


Fig. 17. (Anser: B.)

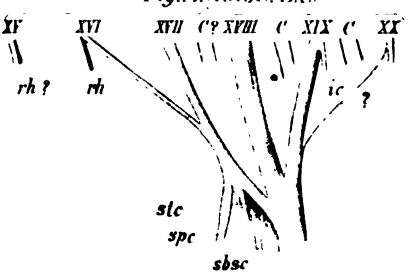


Fig. 18. (Anser: D.)

Fig. 18. b.

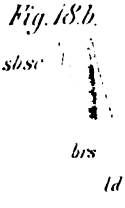


Fig. 19. (Anser: E.)

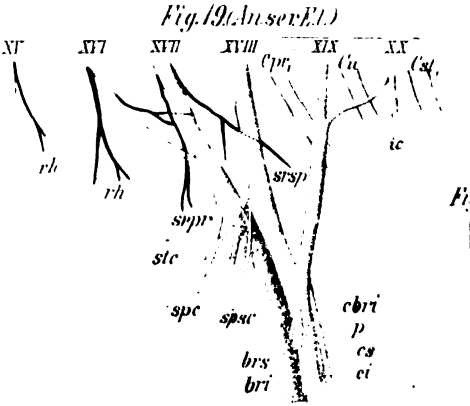


Fig. 20. (Anser: F.)

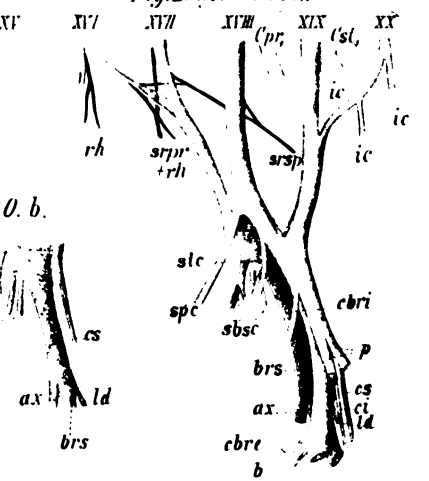


Fig. 20. b.

Digitized by Google

Fig 21 (Anser G.v.)

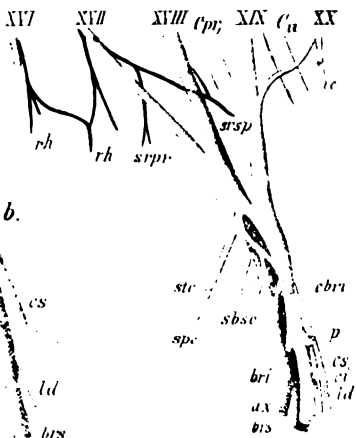


Fig. 21. b.

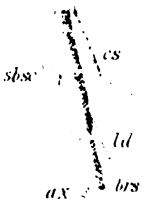


Fig. 22 (Anser H.v.)

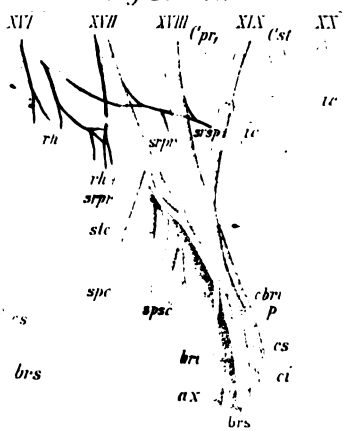


Fig. 22. b.

Fig. 22. c

Fig. 23 (Anser A.v.)

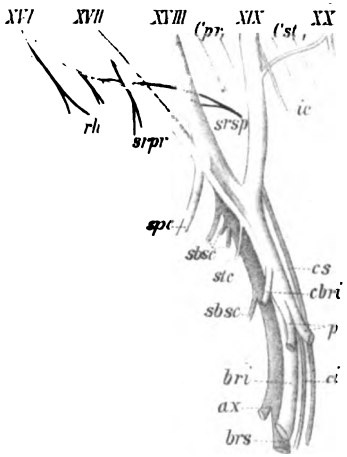


Fig. 24 (Anser K.v.)

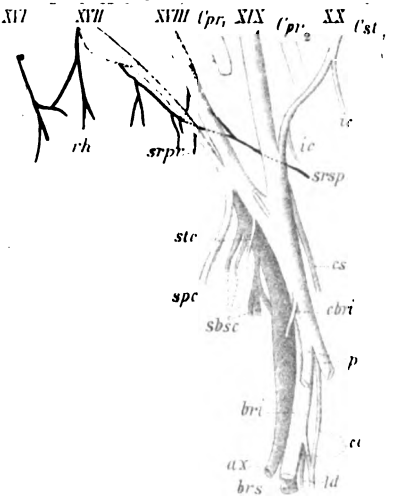


Fig. 25 (Gallus A.v.)

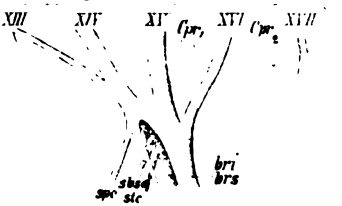
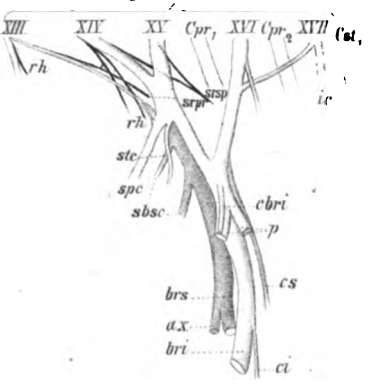


Fig. 26. Gallus B.L.)

Fig. 27. (Gallus C.L.)



Digitized by Google

Digitized by Google

Fig. 2.

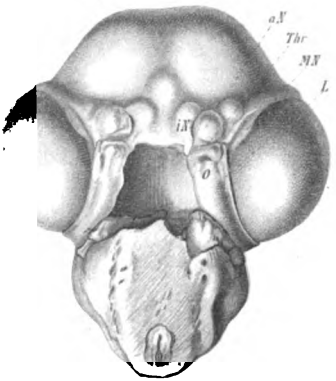


Fig. 3.

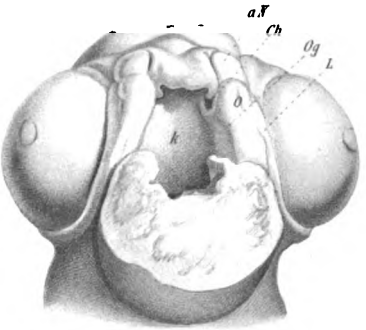


Fig. 1.

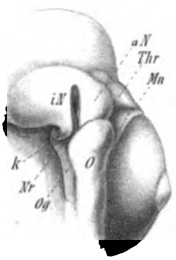


Fig. 4.

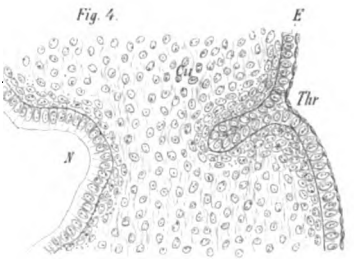


Fig. 6.

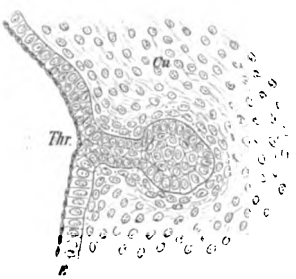


Fig. 5.

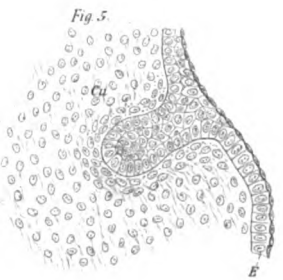


Fig. 7.

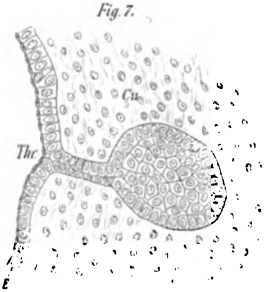
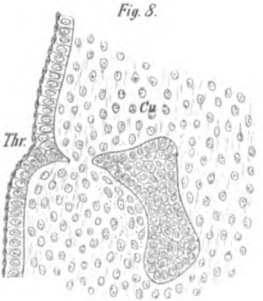


Fig. 8.



Leipzig. Lith. Anst. v. Werner & Winter, Frankfurt a. M.

Digitized by Google

Digitized by Google

Fig. 9.

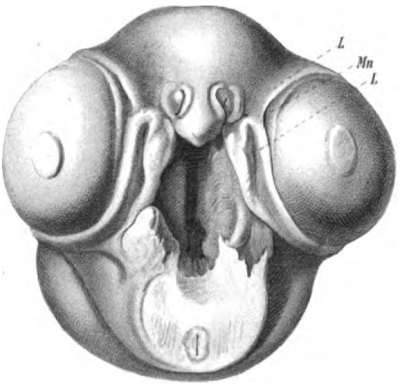


Fig. 10

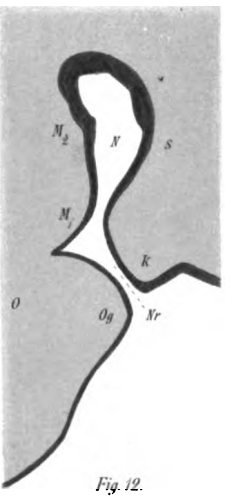


Fig. 11.

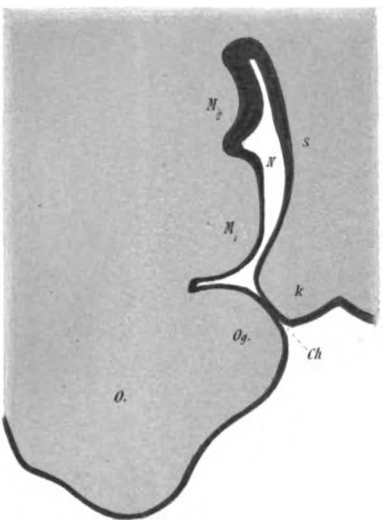


Fig. 12.

Fig. 13.

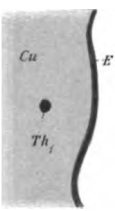


Fig. 14.

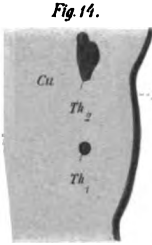


Fig. 15.

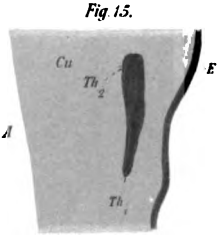
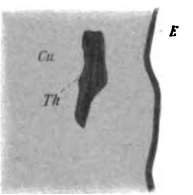


Fig. 16.



Digitized by Google

Digitized by Google

Fig. 1.

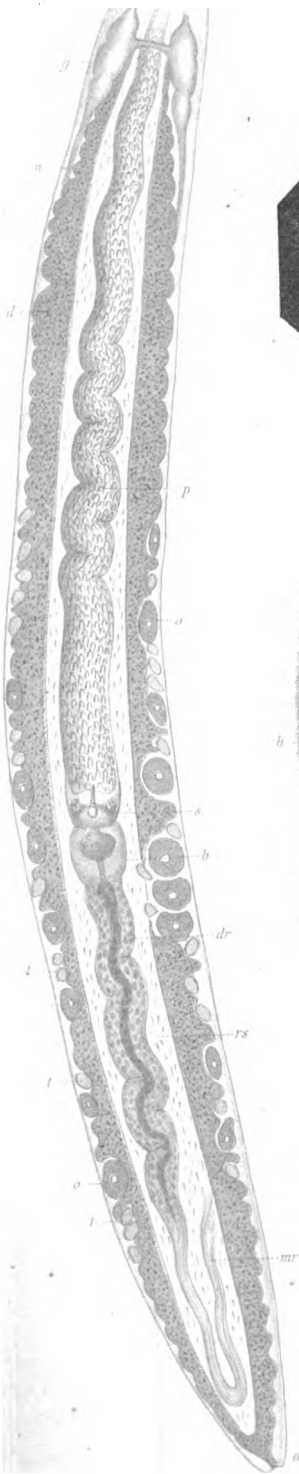
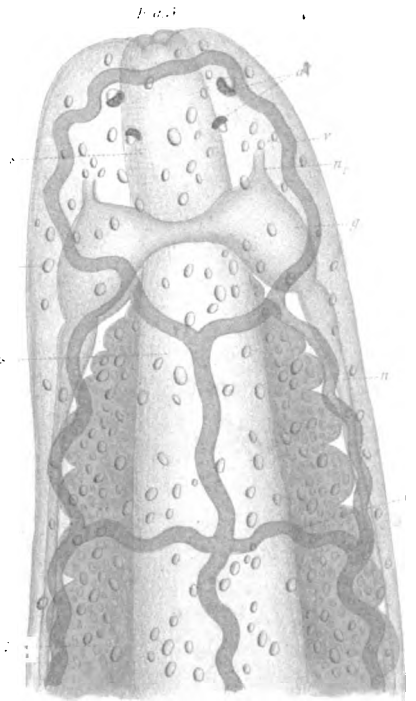


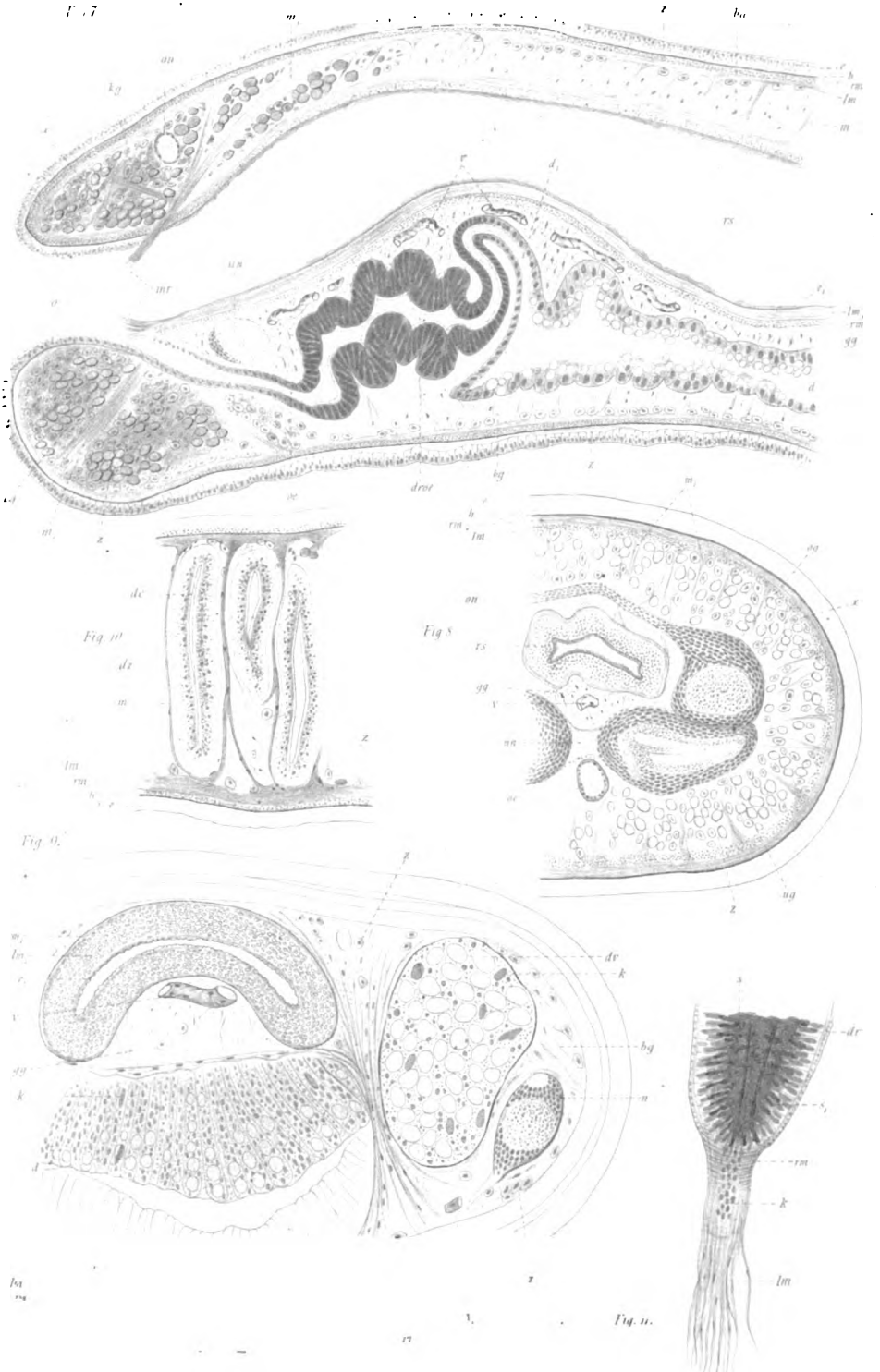
Fig. 5.

Fig. 6.



Digitized by Google

Digitized by Google



Digitized by Google

Digitized by Google

Fig. 12.

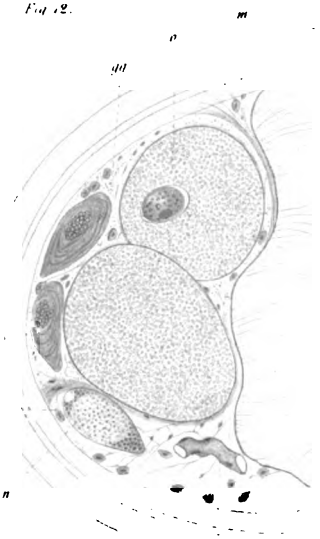


Fig. 14.

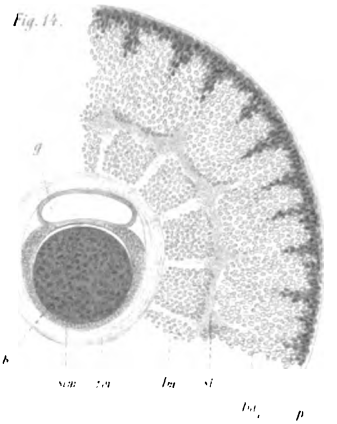
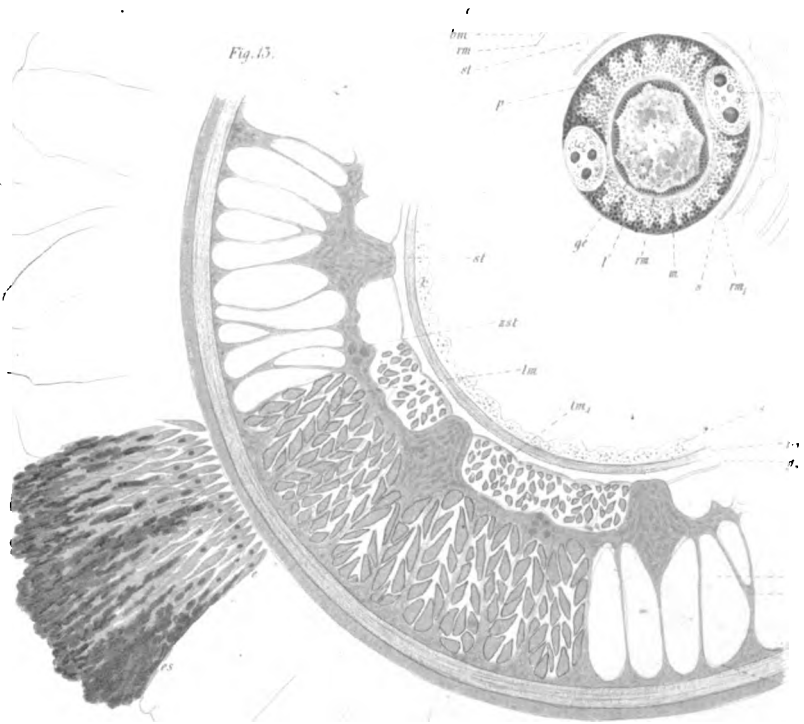


Fig. 13.



Digitized by Google

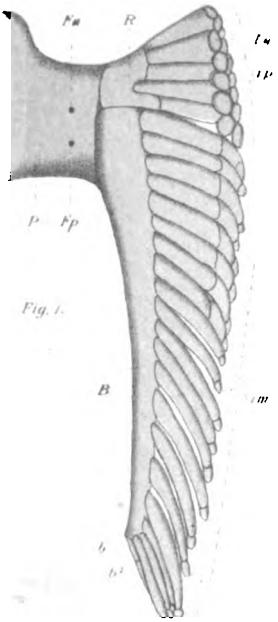


Fig. 1.

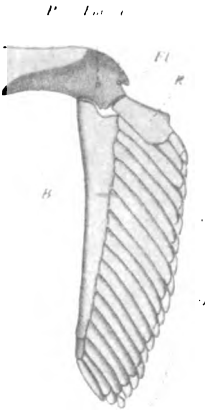


Fig. 2.

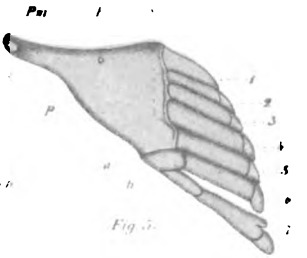


Fig. 3.

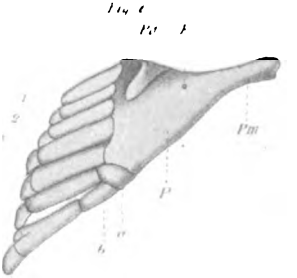


Fig. 6.

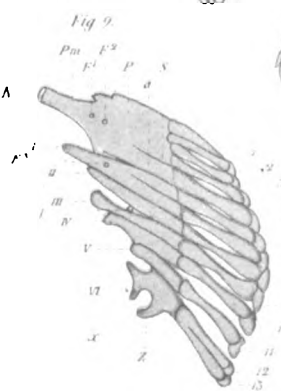


Fig. 9.

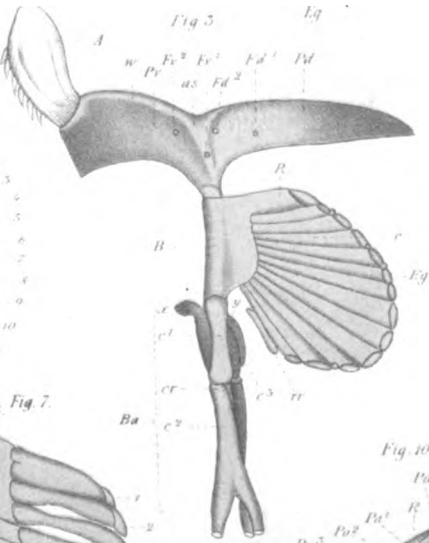


Fig. 5.

Fig. 4.

Fig. 7.

Fig. 8.

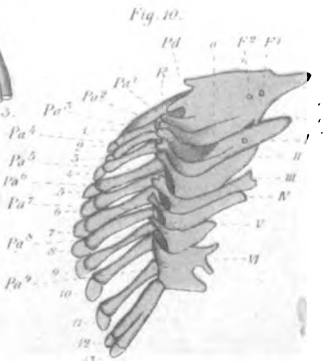


Fig. 10.

Digitized by Google

Digitized by Google

Digitized by Google

Fig. 13.

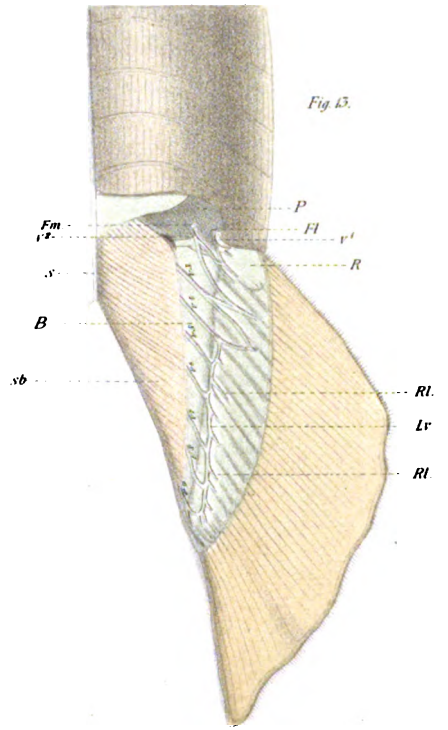


Fig. 14.

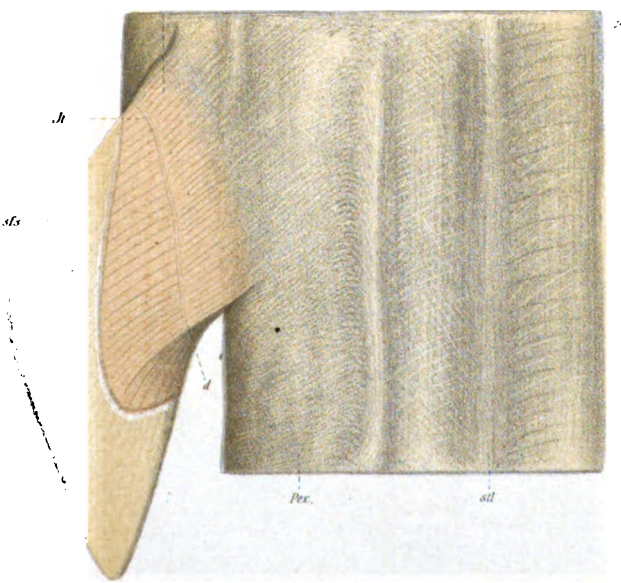


Fig. 11.

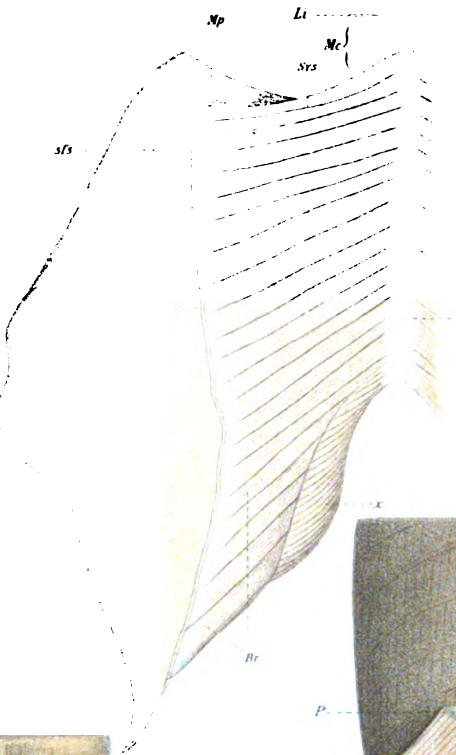


Fig. 12.

Digitized by Google

g 1.5.

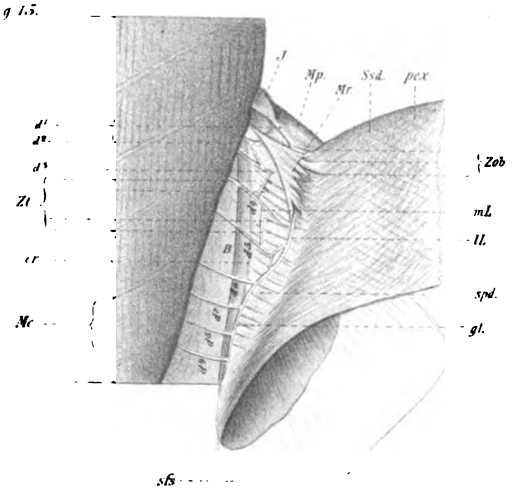
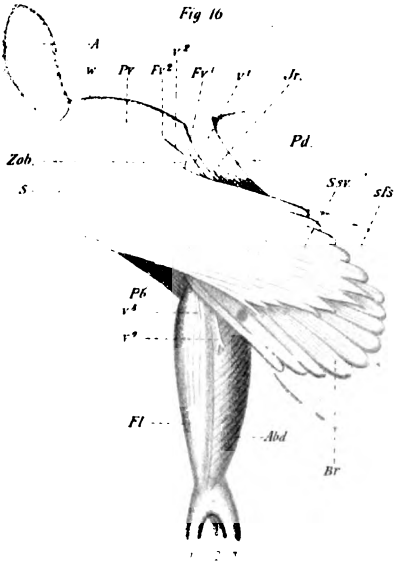


Fig 16



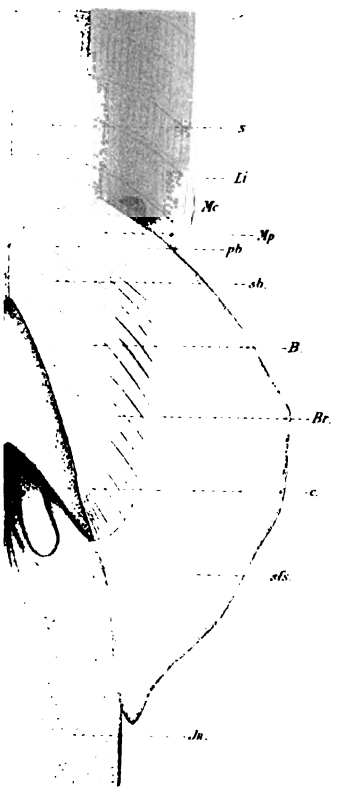


Fig 19

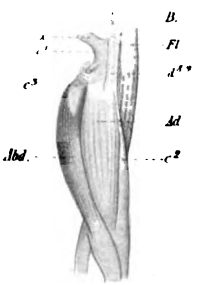


Fig 17.

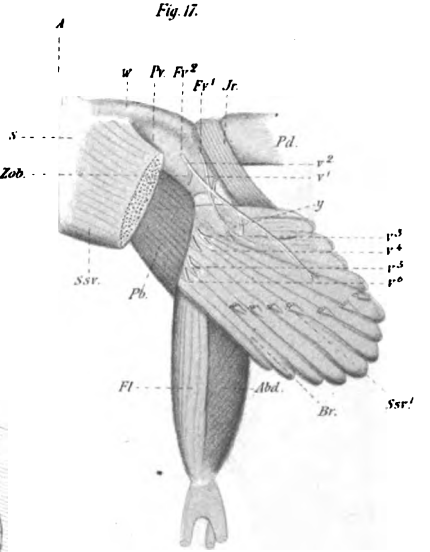
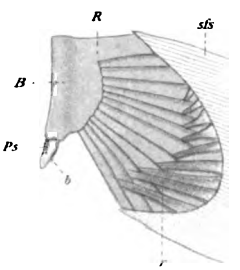


Fig 18.

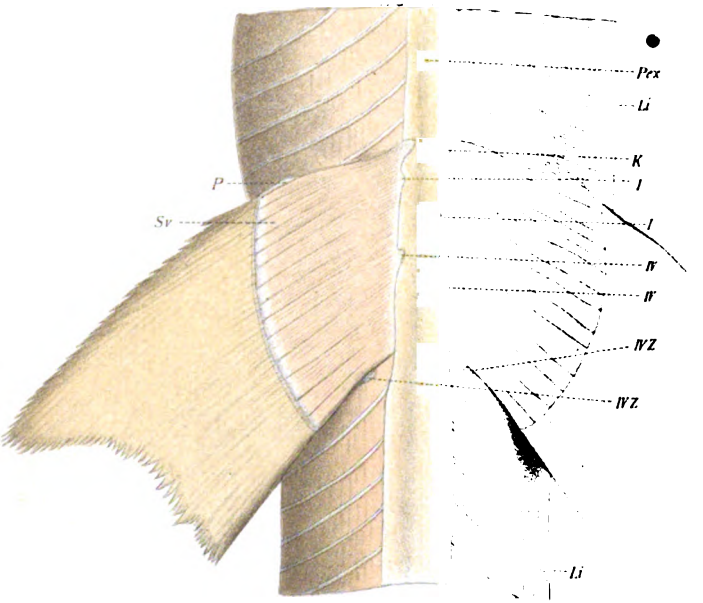


Digitized by Google

Digitized by Google

Digitized by Google

Fig. 26.



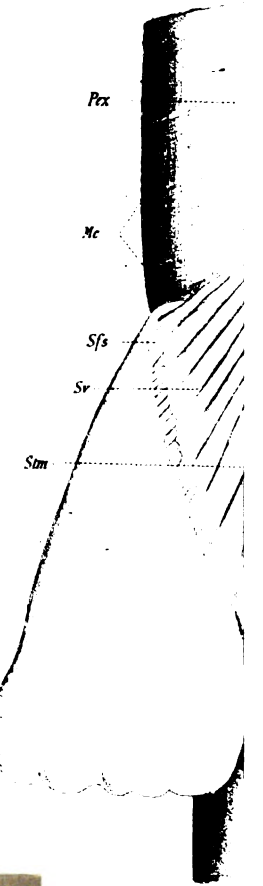


Fig. 20.

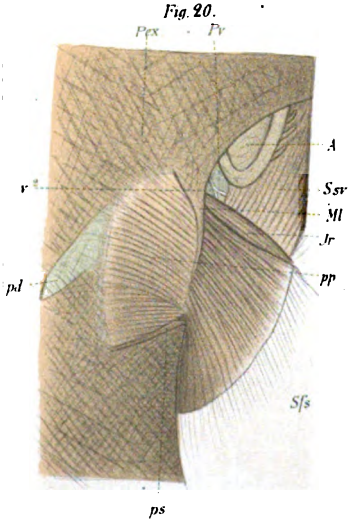
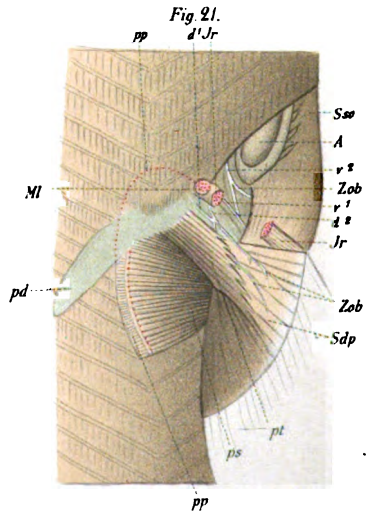


Fig. 21.



Digitized by Google

Fig. 23.

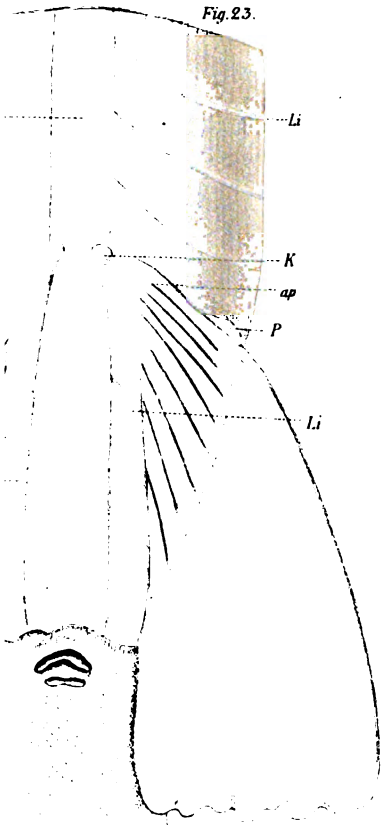


Fig. 24.

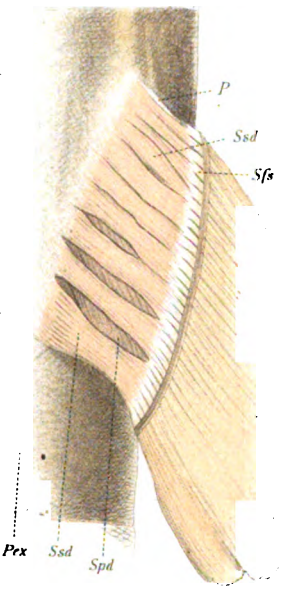


Fig. 22.

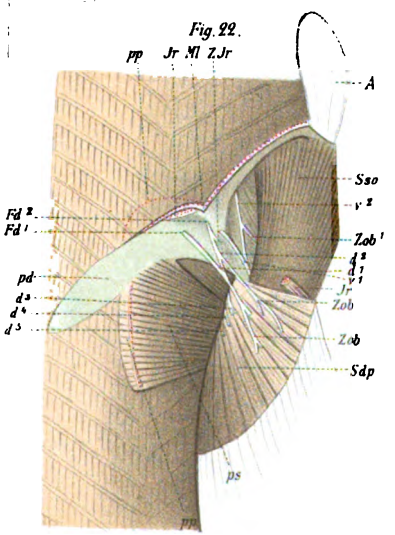
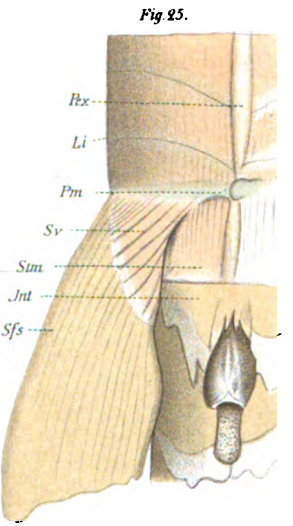


Fig. 25.



...mann Leipzig

Lith. Anst. v. Werner & Winter, Frankfurt a. M.

Digitized by Google

Digitized by Google

Digitized by Google

Fig. 27.

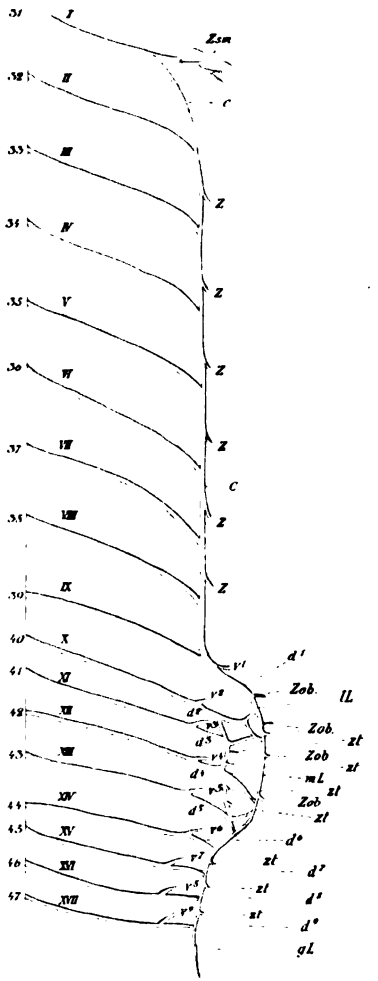


Fig. 30

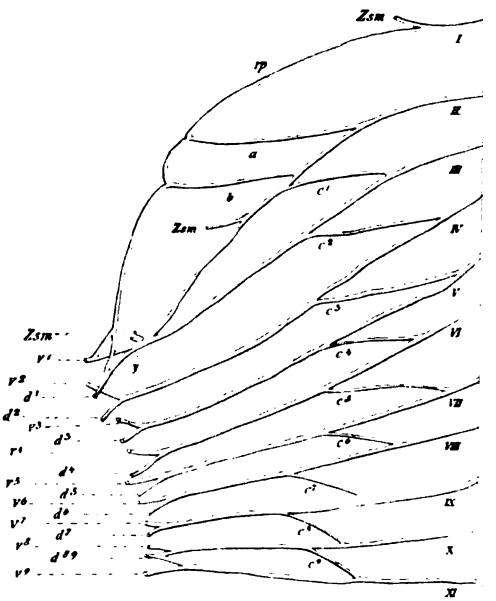


Fig 28

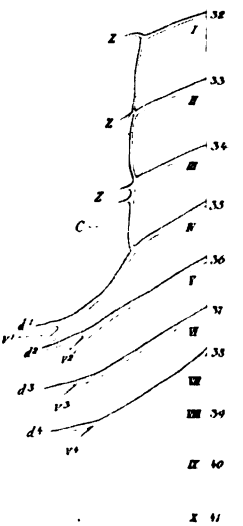
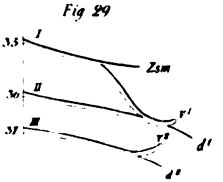


Fig 29



Digitized by Google

Fig. 31.

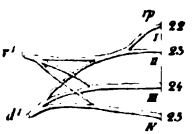


Fig. 32.

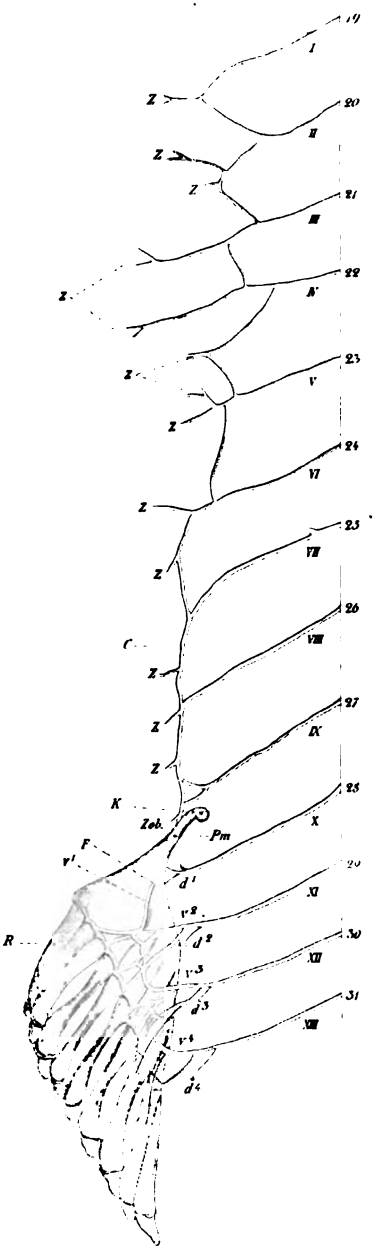
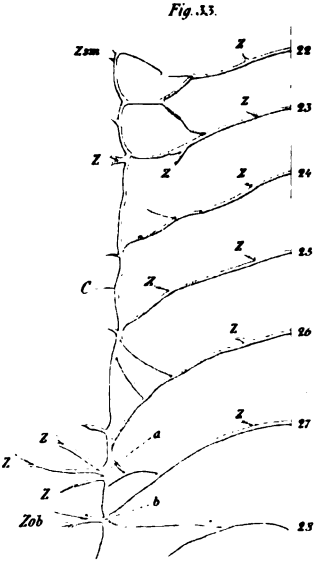


Fig. 33.



Digitized by Google

Fig. 27.

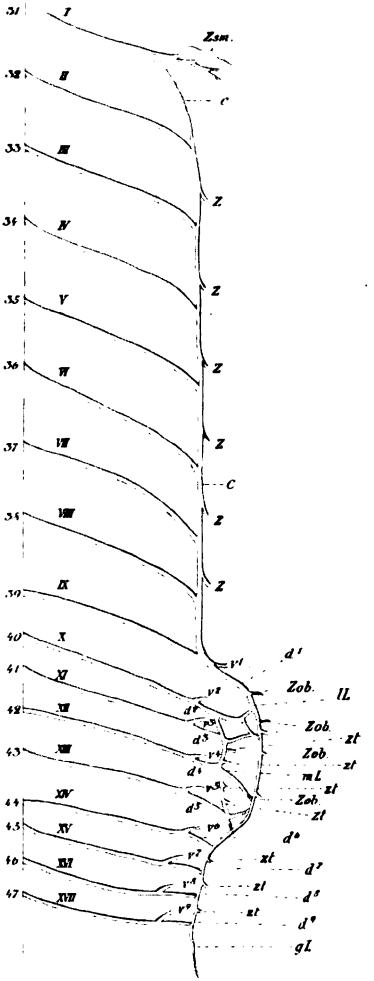


Fig. 29.

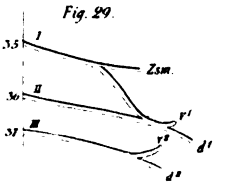


Fig. 30

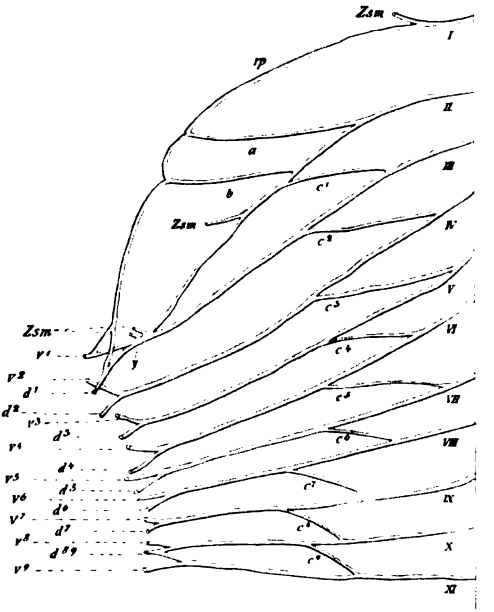
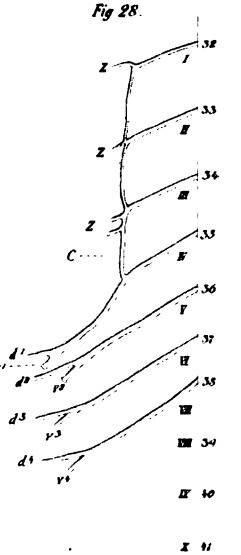


Fig 28.



Digitized by Google

Fig. 31.

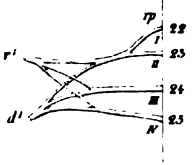


Fig. 32.

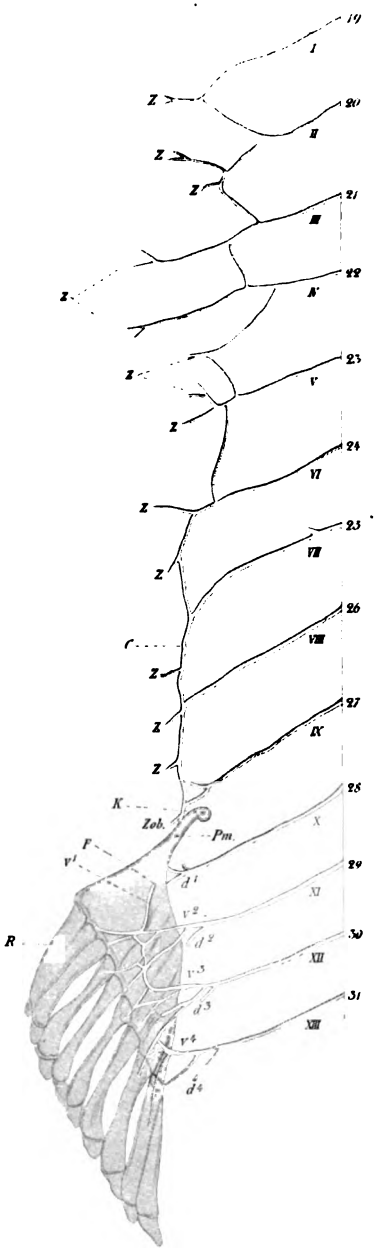
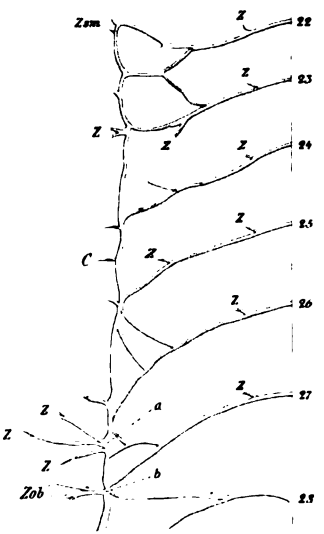


Fig. 33.



Digitized by Google

Digitized by Google

Digitized by Google

Digitized by Google

Digitized by Google

Fig. 1.

Fig. 2.

Fig. 3.

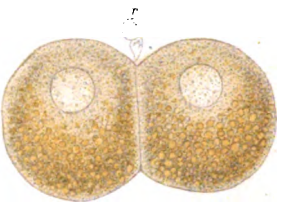


Fig. 7.

Fig. 8 A.

Fig. 8 B.

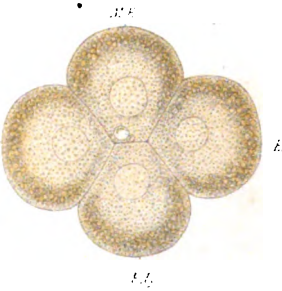


Fig. 11 A.

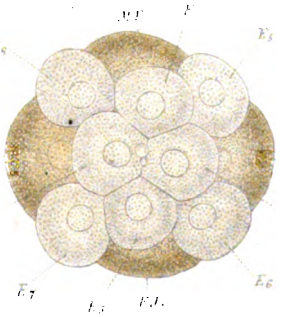


Fig. 11 B.

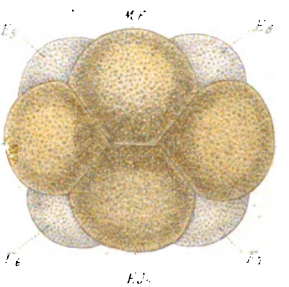


Fig. 12 C.

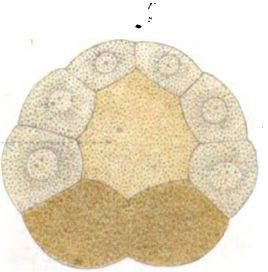


Fig. 13.

Digitized by Google

Fig. 4.

Fig. 5.

Fig. 6.

Fig. 9

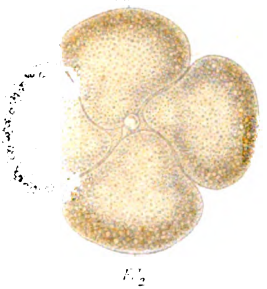


Fig. 10A.

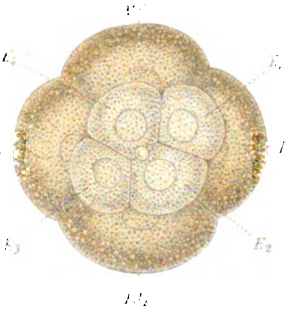


Fig. 10B.

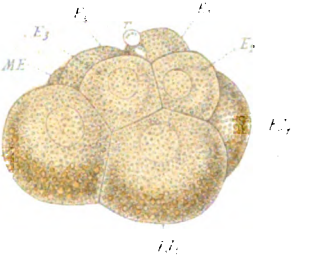


Fig. 12 A.

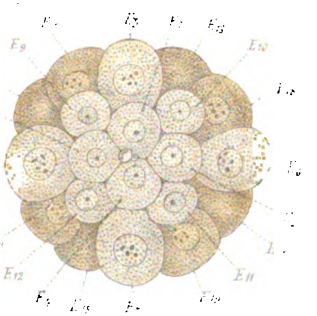


Fig. 12 B.

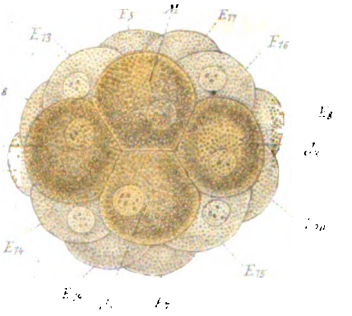


Fig. 15.

Fig. 16.

Digitized by Google

Digitized by Google

Digitized by Google

Digitized by Google

Digitized by Google

Fig. 23 A.

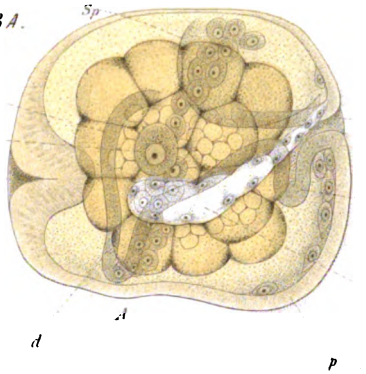


Fig. 23 B.

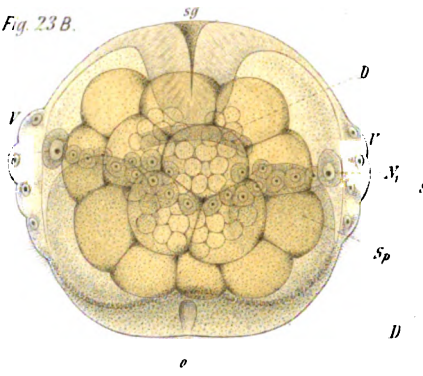


Fig. 24 A.

Fig. 25 A.

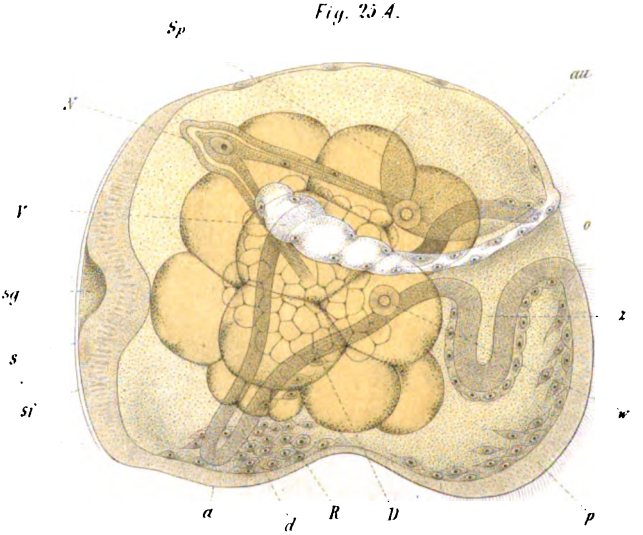


Fig. 25 B.

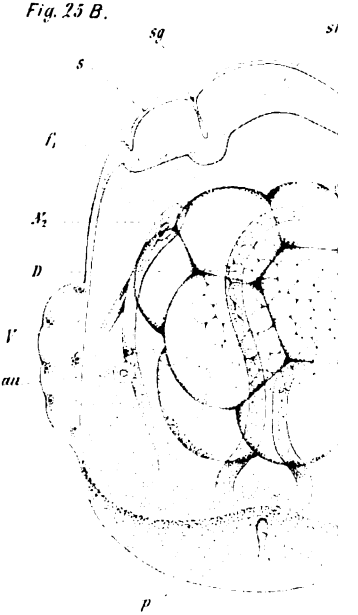


Fig. 26 B.

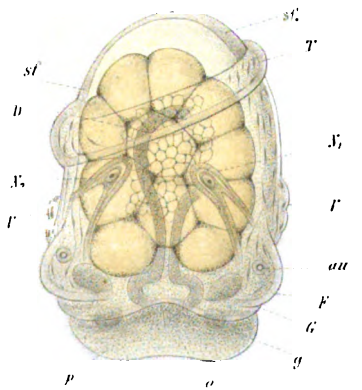
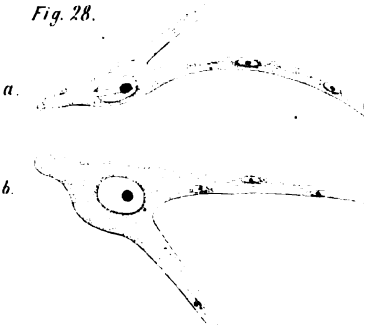


Fig. 27.

Fig. 28.



Digitized by Google

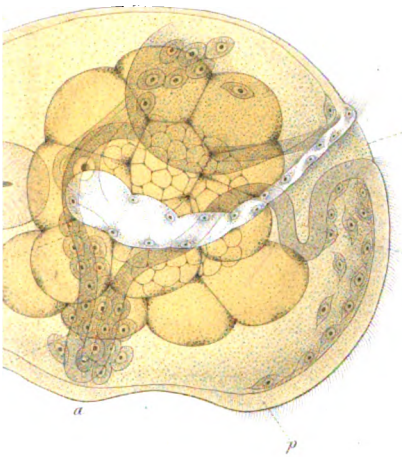
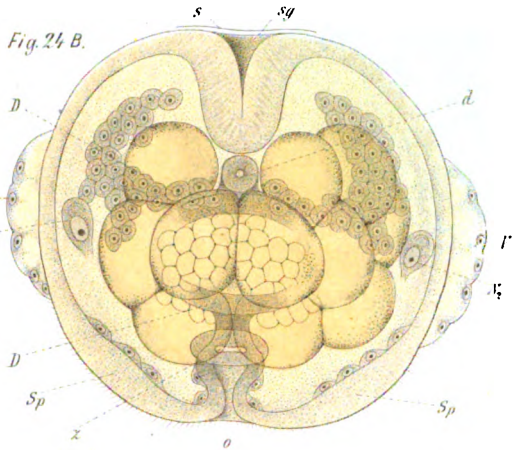


Fig. 24 B.



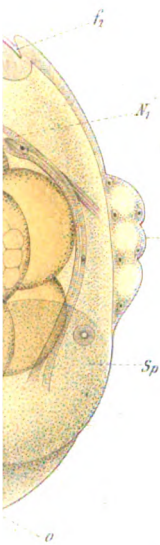


Fig. 26 A.

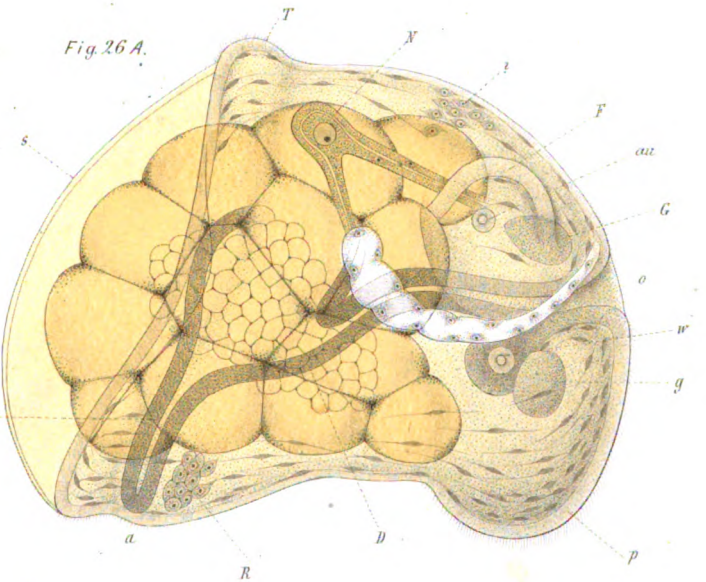
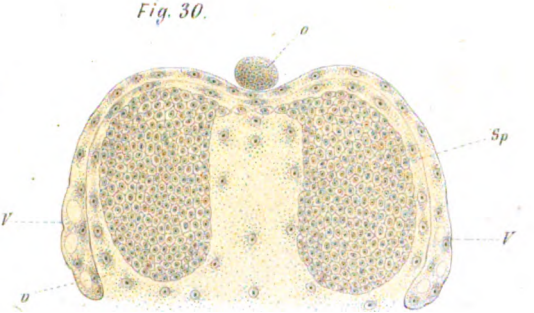


Fig. 29.

Fig. 28 c.

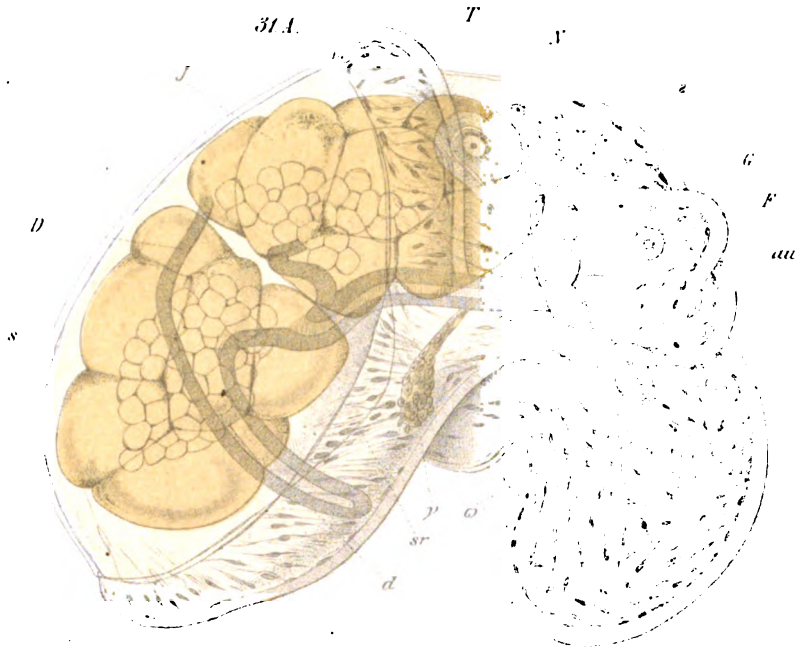
Fig. 30.

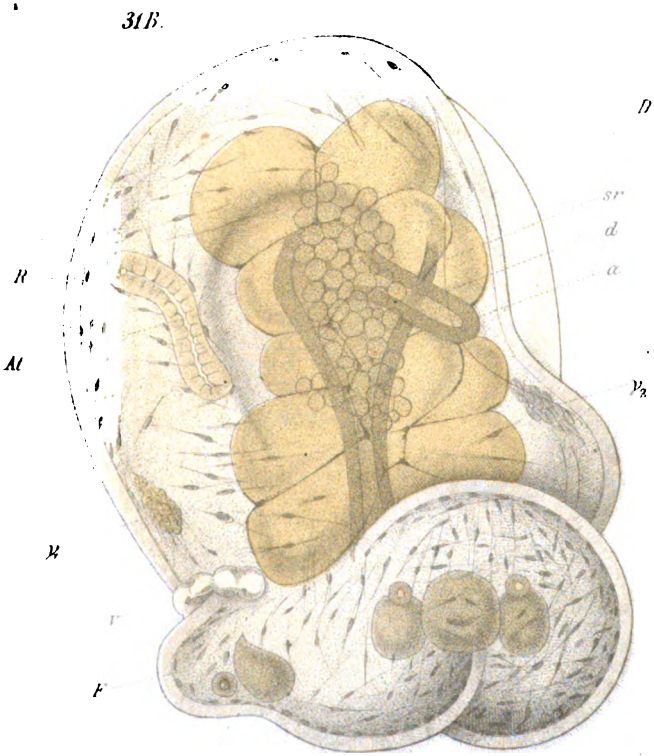


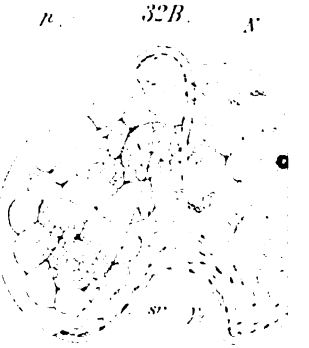
Digitized by Google

Digitized by Google

Digitized by Google

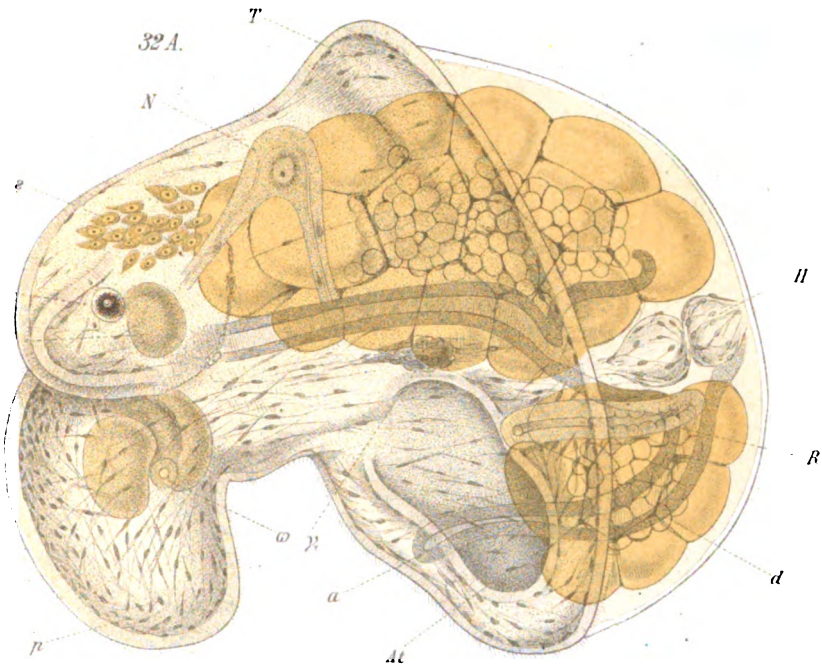




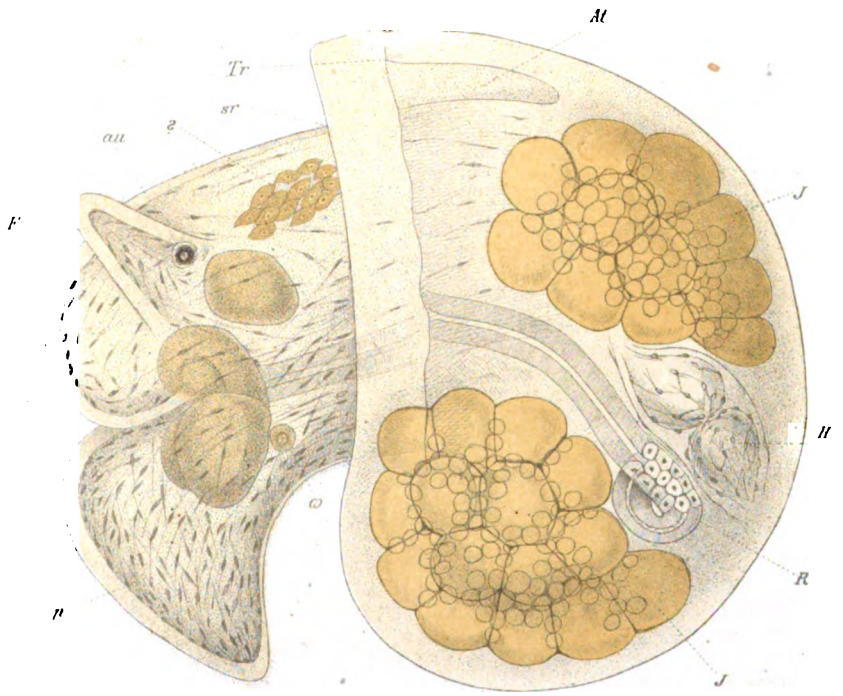


Digitized by Google

32 A.



33.



Lith. Anst. v. J. G. Bach, Leipzig

Digitized by Google

Digitized by Google

Digitized by Google

Fig. 1

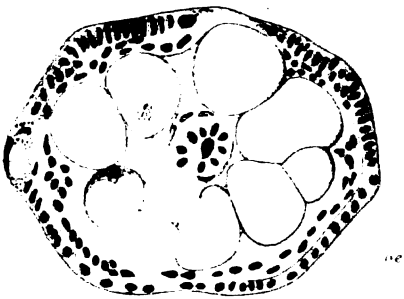


Fig. 5

Fig. 6

Fig. 8

Fig. 9

Digitized by Google

Fig. 2

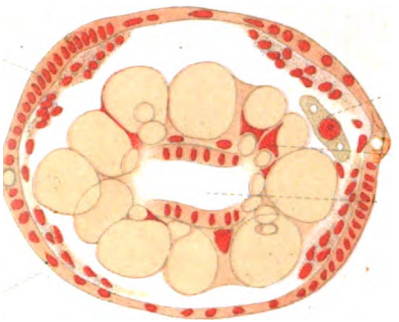
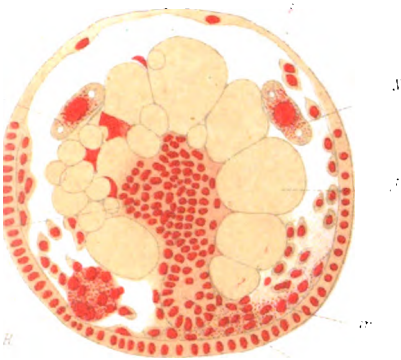


Fig 3

Fig. 7



II

Fig 4

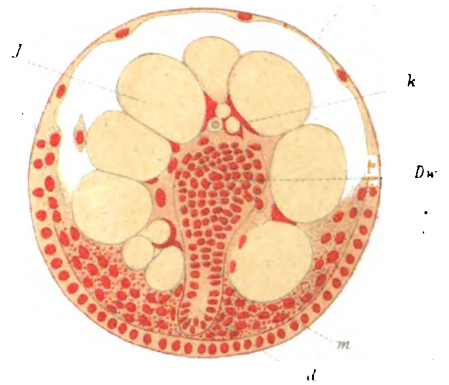


Fig. 10

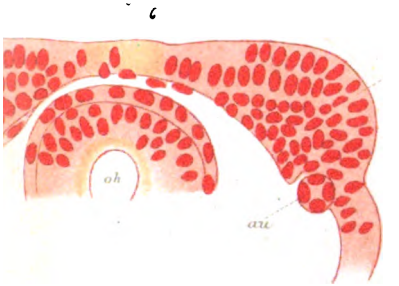
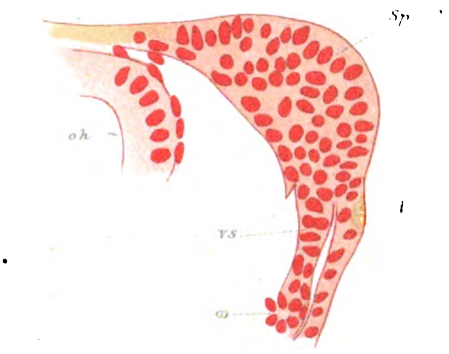


Fig. 11



Digitized by Google

Digitized by Google

Digitized by Google

Fig. 12

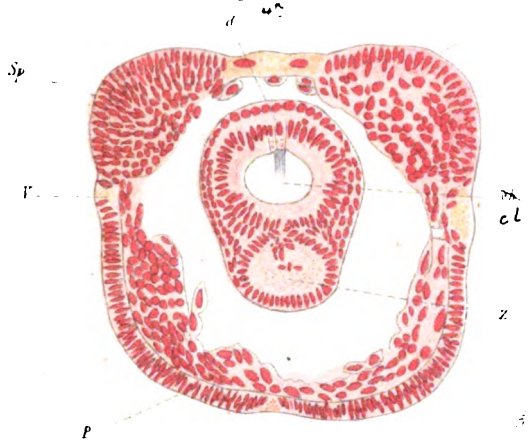


Fig. 13.

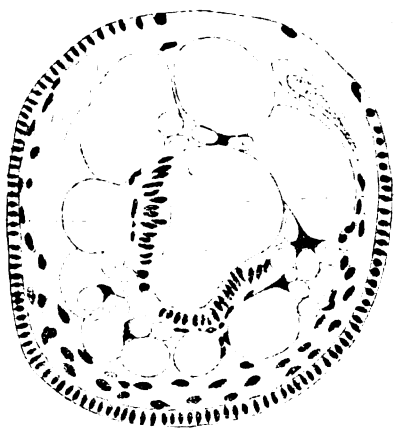


Fig. 15

Fig. 16

Fig. 17

Fig. 21.

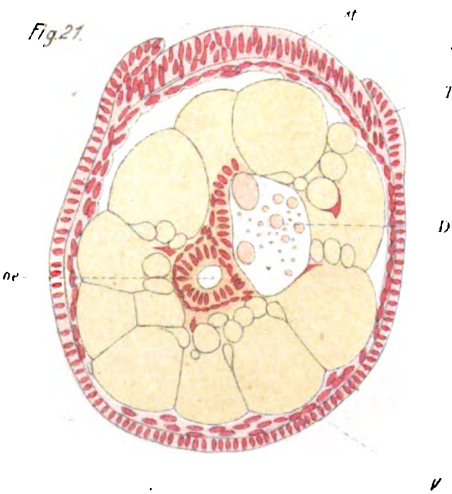
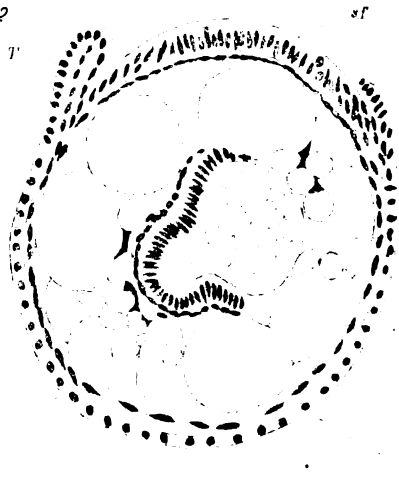


Fig. 22



Digitized by Google

Fig. 14.

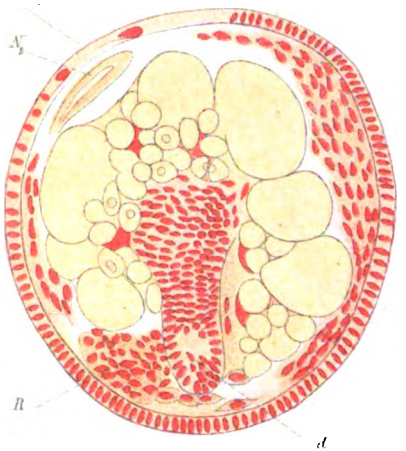


Fig. 20.

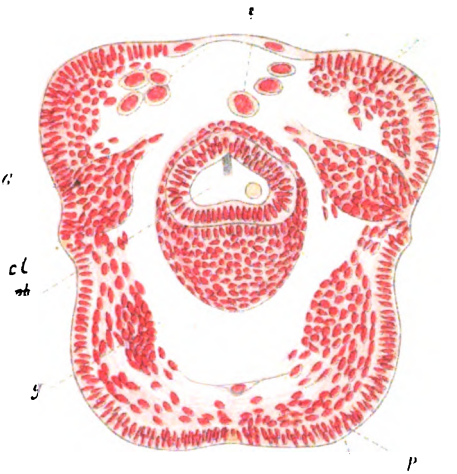


Fig. 18.

Fig. 19.

Fig. 23

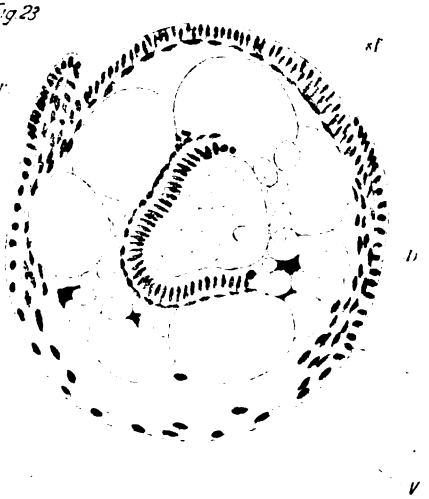
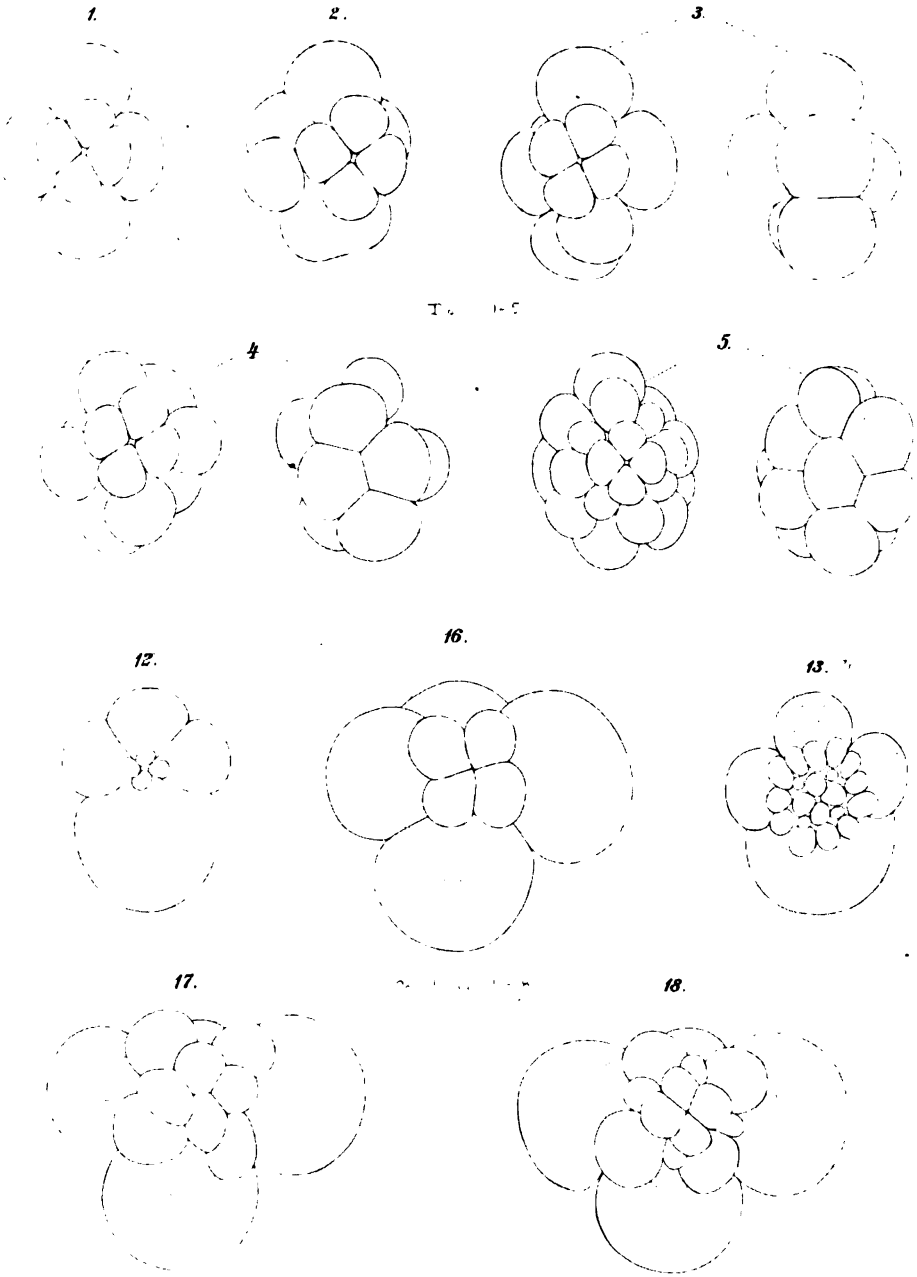


Fig. 24.

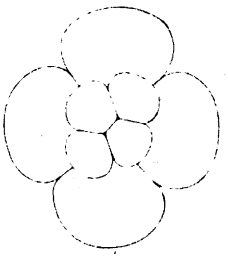
Digitized by Google

Digitized by Google

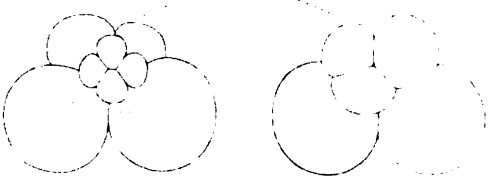
Digitized by Google


1.
2.
3.
4
5.
16.
12.
13.
17.
18.

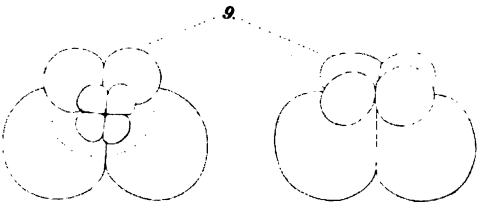
6.



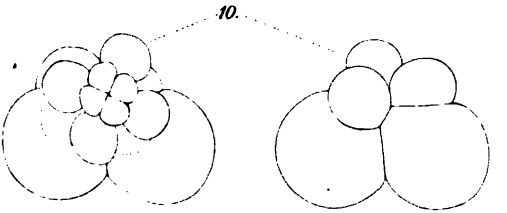
8.



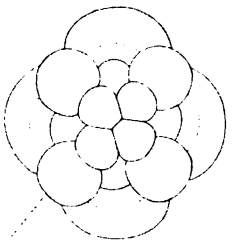
9.

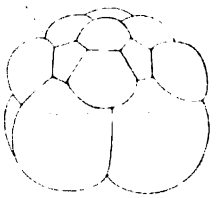


10.

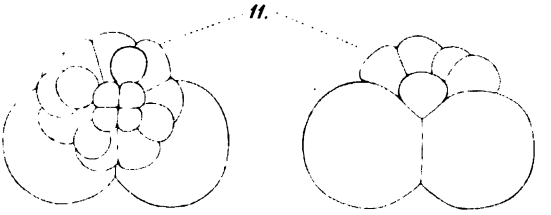


7.

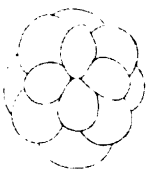




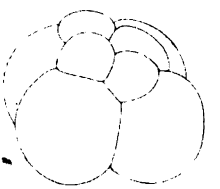
11.



14.

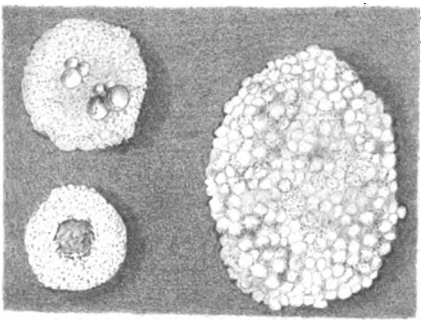


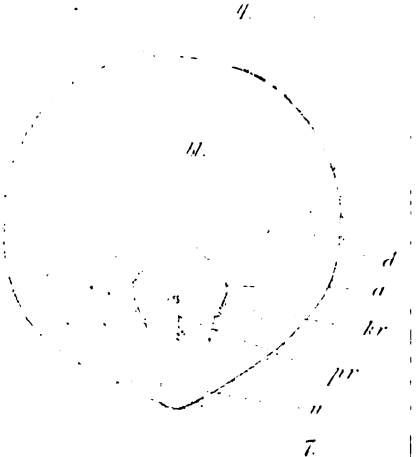
15.

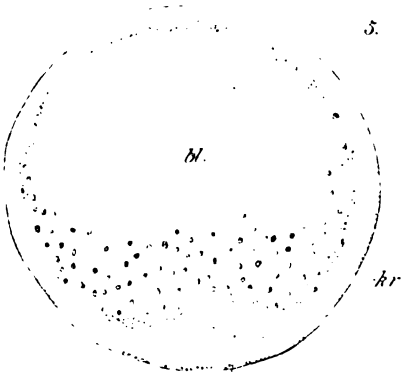


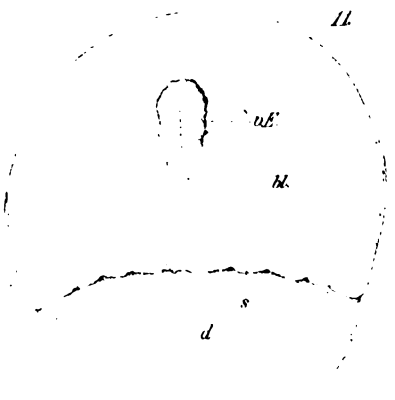
Digitized by Google

Digitized by Google



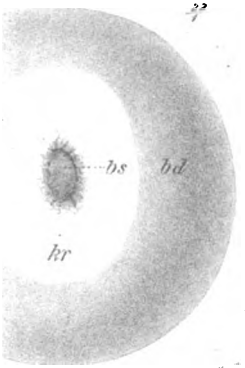


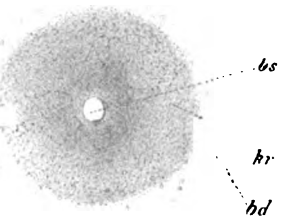


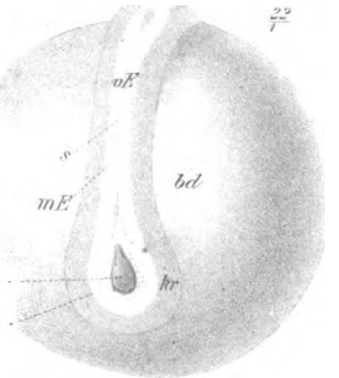


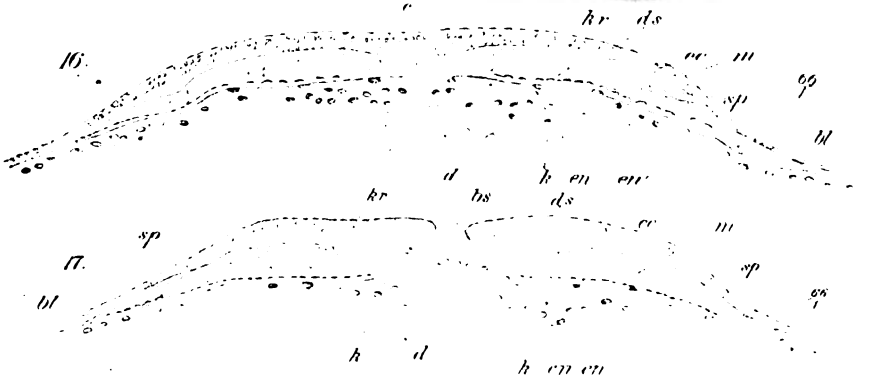
Digitized by Google

Digitized by Google

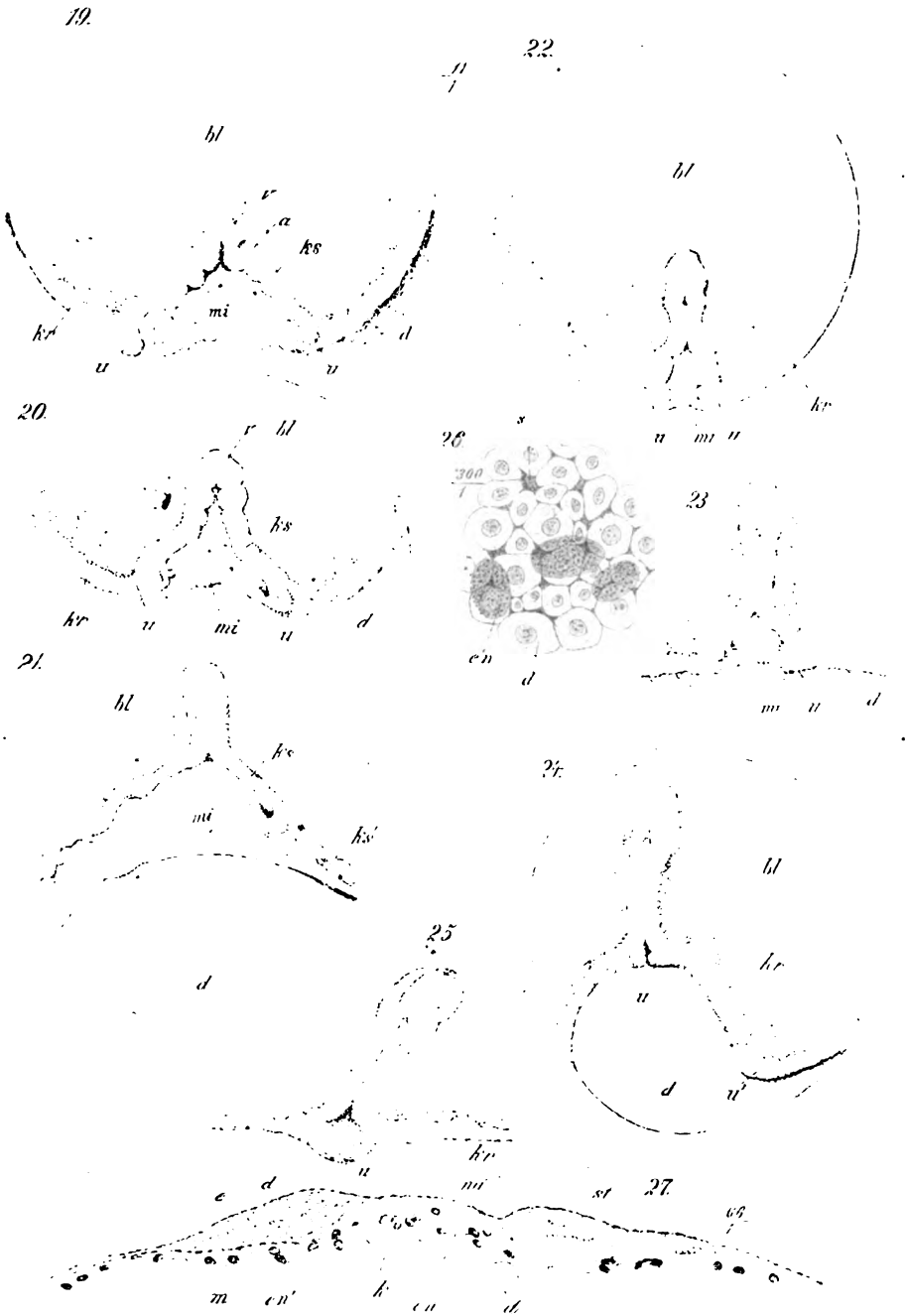

bs
bd
kr


bs
kr
bd


vE
s
mE
bd
bs
kr


kr
ds
bs
sp
bl
k
en

Digitized by Google



Digitized by Google

Digitized by Google

May 1. 1879. A. Agassiz

MORPHOLOGISCHES JAHRBUCH.

EINE ZEITSCHRIFT

FÜR

ANATOMIE UND ENTWICKELUNGSGESCHICHTE.

HERAUSGEGEBEN

VON

CARL GEGENBAUR,
PROFESSOR IN HEIDELBERG.

FÜNFTER BAND.

ERSTES HEFT.

MIT 13 LITHOGRAPHIRTEN TAFELN UND 1 HOLZSCHNITT.

LEIPZIG,
VERLAG VON WILHELM ENGELMANN.
1879.

Digitized by Google

Inhalt.

Seite

O. Hertwig, Ueber das Hautskelet der Fische. Zweite Abtheilung. (Mit Taf. I—III.) 1

R. S. Bergh, Studien über die erste Entwicklung des Eies von Gonothyraea. Lovéni (Allm.). (Mit Taf. IV und V.) 22

G. Born, Die Nasenhöhlen und der Thränennasengang der amnioten Wirbelthiere. (Mit Taf. VI—VIII.) 62

O. Kling, Ueber Craterolophus Tethys. Ein Beitrag zur Anatomie und Histiologie der Lucernarien. (Mit Taf. IX—XI.) 141

A. Rauber, Gibt es Stockbildungen (Cormi) bei den Vertebraten. (Mit Taf. XII und XIII.) 167

Kleinere Mittheilungen:

C. Gegenbaur, Ein Fall von mangelhafter Ausbildung der Nasenmuskeln. (Mit 1 Holzschnitt.) 191

G. Ruge, Ueber die Entwicklung des Sternums 192

Die Herren Mitarbeiter des »Morphologischen Jahrbuchs« erhalten von ihren Abhandlungen und Aufsätzen 40 Separatabzüge gratis; eine grössere Zahl auf Wunsch und gegen Erstattung der Herstellungskosten.

Verlag von **August Hirschwald** in Berlin.

Soeben erschienen:

Beobachtungen

aus der

menschlichen und vergleichenden

Anatomie

von

Prof. Dr. Wenzel Gruber.

I. Heft. 4. Mit 5 lith. Tafeln. 8 *M.*

Verlag von **August Hirschwald** in Berlin.

Soeben ist erschienen:

Topographische Anatomie

des Menschen

in Abbildung und Beschreibung

von

Prof. Dr. Wilh. Henke.

Atlas. (80 Tafeln in Folio.) 42 *M.*

Digitized by Google

Digitized by Google

Verlag von **Wilhelm Engelmann** in Leipzig.

Grundriss der vergleichenden Anatomie

von

Carl Gegenbaur,

Professor in Heidelberg.

Zweite verbesserte Auflage.

Mit 356 Holzschnitten. gr. 8. 1878. brosch. 14 *M.*

Entwicklungsgeschichte des Menschen und der höheren Thiere

von

Albert Kölliker,

Professor der Anatomie an der Universität Würzburg.

Zweite, ganz umgearbeitete Auflage.

Mit 606 Holzschnitten. gr. 8. 1879. br. 30 *M.* — geb. 32 *M.*

Grundzüge der Histologie

zur

Einleitung in das Studium derselben.

Vierundzwanzig Vorlesungen

von

Heinrich Frey,

Professor in Zürich.

Zweite verbesserte Auflage.

Mit 213 Holzschnitten. 8. 1879. 6 *M* 75 *Pf.*

Leitfaden

bei

zoologisch-zootomischen Präparirübungen

für Studirende

von

Dr. Aug. Mojsisovics Edlen von Mojsvár

in Graz.

Mit 110 Holzschnitten. gr. 8. 1879. br. 8 *M.*

Ergebnisse physikalischer Forschung

bearbeitet

von

Dr. C. Bohn,

Professor d. Physik a. d. Forstanstalt in Aschaffenburg.

Mit 578 Holzschnitten. gr. 8. 1878. br. 23 *M.* — geb. 24 *M* 50 *Pf.*

Druck von Breitkopf und Härtel in Leipzig.

Digitized by Google

MORPHOLOGISCHES JAHRBUCH.

EINE ZEITSCHRIFT

FÜR

ANATOMIE UND ENTWICKELUNGSGESCHICHTE.

HERAUSGEGEBEN

VON

CARL GEGENBAUR,
PROFESSOR IN HEIDELBERG.

FÜNFTER BAND.

ZWEITES HEFT.

MIT 9 LITHOGRAPHIRTEN TAFELN.

LEIPZIG,
VERLAG VON WILHELM ENGELMANN.
1879.

Digitized by Google

Inhalt.

Seite

A. Pansch, Beiträge zur Morphologie des Grosshirns der Säugethiere. (Mit Taf. XIV und XV.) 193

H. Strasser, Zur Entwicklung der Extremitätenknorpel bei Salamandern und Tritonen. (Mit Taf. XVI—XIX.) 240

G. v. Koch, Bemerkungen über das Skelet der Korallen. (Mit Taf. XX.) . 316

M. Fürbringer, Zur Lehre von den Umbildungen der Nervenplexus. (Mit Taf. XXI und XXII.) 324

Kleinere Mittheilungen:

C. Semper, Erwiderung auf Herrn Prof. Fürbringer's Artikel »Ueber die Homologie etc.«. 395

M. Fürbringer, Ueber den principiellen Standpunkt des Herrn Professor Semper 396

Besprechungen:

The Morphology of the Skull of *W. K. Parker* and *G. T. Bettany*. London, Macmillan & Co. 1877. (I—XV. 1—368 mit 85 Holzschn.) Von *M. Fürbringer* 397

Untersuchungen über das Sehorgan der Arthropoden, insbesondere der Spinnen, Insecten und Crustaceen. Von *H. Grenacher*. Göttingen, Vandenhoeck u. Ruprecht. 1879 399

Die Furchen und Wülste am Grosshirn des Menschen. Von *A. Pansch* Berlin, Oppenheim. 1879 400

Die Herren Mitarbeiter des »Morphologischen Jahrbuchs« erhalten von ihren Abhandlungen und Aufsätzen 40 Separatabzüge gratis; eine grössere Zahl auf Wunsch und gegen Erstattung der Herstellungskosten.

Im Verlage von **G. Reimer** in Berlin ist eben erschienen und ist durch jede Buchhandlung zu beziehen:

Beiträge

zur vergleichenden

Anatomie und Entwicklungsgeschichte

der

Wirbelthiere

von

Anton Schneider,

Professor der Zoologie und vergleichenden Anatomie an der Universität Giessen.

Mit 16 Tafeln und 3 Holzschnitten. Preis geb. 20 *M.*

Berlin, den 7. April 1879.

Digitized by Google

Verlag von **August Hirschwald** in Berlin.

Soeben erschien:

Die Lehre von der Fäulniss.

Auf physiologischer Grundlage einheitlich bearbeitet

von

Dr. A. Hiller.

1879. gr. 8. Preis: 14 *M.*

Verlag von F. C. W. VOGEL in Leipzig.

Soeben erschien:

L. Ranvier's

Technisches Lehrbuch

der

Histologie.

Uebersetzt

von

Dr. W. Nicati in Marseille und **Dr. H. von Wyss** in Zürich.

Fünfte Lieferung.

Uebersetzt von Dr. H. von Wyss.

Mit 53 Holzschnitten.

3 *M.*

Verlag von **Wilhelm Engelmann** in Leipzig.

Soeben ist erschienen:

Ueber den Ursprung der Milch

und

die Ernährung der Frucht

im Allgemeinen.

Von

Dr. A. Rauber,

a. o. Professor in Leipzig.

Mit 2 lithographirten Tafeln.

gr. 8. geheftet. Preis: 2 *M* 40 *Pf.*

Ergebnisse

physikalischer Forschung

bearbeitet

von

Dr. C. Bohn,

Professor d. Physik a. d. Forstanstalt in Aschaffenburg.

Mit 578 Holzschnitten. gr. 8. 1878. br. 23 *M.* — geb. 24 *M* 50 *Pf.*

Druck von Breitkopf und Härtel in Leipzig.

Digitized by Google

Inhalt.

Seite

G. Born, Die Nasenhöhlen und der Thränennasengang der amnioten Wirbelthiere II. (Mit Taf. XXIII—XXIV und 3 Holzschn.) 401

L. Graff, Geonemertes chalicophora, eine neue Landnemertine. (Mit Taf. XXV—XXVII und 1 Holzschn.) 430

M. v. Davidoff, Beiträge zur vergleichenden Anatomie der hinteren Gliedmasse der Fische. I. (Mit Taf. XXVIII—XXXI und 1 Holzschn.) . . 450

C. Gegenbaur, Zur Gliedmassenfrage 521

Besprechungen:

Beiträge zur vergleichenden Anatomie und Entwicklungsgeschichte der Wirbelthiere. Von *A. Schneider*. Berlin, G. Reimer. 1879. 526

Die Herren Mitarbeiter des »Morphologischen Jahrbuchs« erhalten von ihren Abhandlungen und Aufsätzen 40 Separatabzüge gratis; eine grössere Zahl auf Wunsch und gegen Erstattung der Herstellungskosten.

Bitte.

Die Zoologische Station zu Neapel hat die Herausgabe eines neuen, alle Theile der Zoologie gleichmässig berücksichtigenden Jahresberichts unternommen, welcher von einer grossen Zahl deutscher und ausländischer Zoologen unter Redaction des Professor J. V. Carus in Leipzig bearbeitet, und dessen erster Band über die Literatur des laufenden Jahres im Jahre 1880 erscheinen wird.

Der Unterzeichnete richtet die Bitte an alle Diejenigen, welche sich literarisch-productiv mit irgend einer Gruppe des Thierreichs beschäftigen, von ihren Publicationen ein Exemplar einzusenden an

Professor J. Victor Carus, Leipzig, Querstrasse 30

mit dem Bemerken auf der Adresse: »für den Jahresbericht«. Die so eingesendeten Arbeiten werden Seitens des Professor Carus den verschiedenen Herren Referenten zugestellt, und, nachdem sie zur Herstellung des Jahresberichts gedient haben, der Bibliothek der Zoologischen Station zu Neapel einverleibt.

Neapel, August 1879.

Prof. Dr. **Anton Dohrn.**

Verlag von F. C. W. VOGEL in Leipzig.

Soeben erschien:

HERMANN'S HANDBUCH

der

PHYSIOLOGIE.

ZWEITER BAND.

Physiologie des Nervensystems.

1. THEIL.

Allgemeine Nervenphysiologie von L. HERMANN. — **Specielle Nervenphysiologie** von SIGM. MAYER.

Mit 27 Holzschnitten. 6 ℳ 50 ₰.

***Hermann's** Handbuch der Physiologie* wird *6 Bände* umfassen, welche, in Halbbänden, in kurzen Zwischenräumen zur Ausgabe gelangen werden.

Jeder Band oder Halbband wird einzeln käuflich sein.

Band I—III werden noch in diesem Jahre erscheinen.

Das Handbuch wird **1880** vollendet werden.

Bestellungen nimmt jede Buchhandlung entgegen.

Digitized by Google

MORPHOLOGISCHES JAHRBUCH.

EINE ZEITSCHRIFT

FÜR

ANATOMIE UND ENTWICKELUNGSGESCHICHTE.

HERAUSGEGEBEN

VON

CARL GEGENBAUR,
PROFESSOR IN HEIDELBERG.

FÜNFTER BAND.

VIERTES HEFT.

MIT 10 LITHOGRAPHIRTEN TAFELN UND 5 HOLZSCHNITTEN.

LEIPZIG,
VERLAG VON WILHELM ENGELMANN.
1879.

Digitized by Google

Inhalt.

Seite

R. Hensel, Ueber Homologien und Varianten in den Zahnformeln einiger Säugethiere 529

C. Rabl, Ueber die Entwicklung der Tellerschnecke. (Mit Taf. XXXII—XXXVIII u. 5 Holzschn.) 562

A. Rauber, Formbildung und Formstörung in der Entwicklung von Wirbelthieren. Erster Abschnitt. (Mit Taf. XXXIX—XLI.) I. Einleitende Bemerkungen 661

Die Herren Mitarbeiter des »Morphologischen Jahrbuchs« erhalten von ihren Abhandlungen und Aufsätzen 40 Separatabzüge gratis; eine grössere Zahl auf Wunsch und gegen Erstattung der Herstellungskosten.

Bitte.

Die Zoologische Station zu Neapel hat die Herausgabe eines neuen, alle Theile der Zoologie gleichmässig berücksichtigenden Jahresberichts unternommen, welcher von einer grossen Zahl deutscher und ausländischer Zoologen unter Redaction des Professor J. V. Carus in Leipzig bearbeitet, und dessen erster Band über die Literatur des laufenden Jahres im Jahre 1880 erscheinen wird.

Der Unterzeichnete richtet die Bitte an alle Diejenigen, welche sich literarisch-productiv mit irgend einer Gruppe des Thierreichs beschäftigen, von ihren Publicationen ein Exemplar einzusenden an

Professor J. Victor Carus, Leipzig, Querstrasse 30

mit dem Bemerken auf der Adresse: »für den Jahresbericht«. Die so eingesendeten Arbeiten werden Seitens des Professor Carus den verschiedenen Herren Referenten zugestellt, und, nachdem sie zur Herstellung des Jahresberichts gedient haben, der Bibliothek der Zoologischen Station zu Neapel einverleibt.

Neapel, August 1879.

Prof. Dr. **Anton Dohrn.**

Verlag von **Wilhelm Engelmann** in Leipzig.

Grundriss der vergleichenden Anatomie

von

Carl Gegenbaur,

Professor in Heidelberg.

Zweite verbesserte Auflage.

Mit 356 Holzschnitten. gr. 8. 1878. 14 *M.*

Entwicklungsgeschichte des Menschen und der höheren Thiere

von

Albert Kölliker,

Professor der Anatomie an der Universität Würzburg.

Zweite, ganz umgearbeitete Auflage.

Mit 606 Holzschnitten. gr. 8. 1879. brosch. 30 *M.* — geb. 32 *M.*

Digitized by Google

Digitized by Google

Verlag von **Wilhelm Engelmann** in Leipzig.

Leitfaden
bei
zoologisch-zootomischen Präparirübungen
für Studirende
von
Dr. Aug. Mojsisovics Edlen von Mojsvár
in Graz.

Mit 110 Holzschnitten. gr. 8. 1879. 8 *M*.

Ueber die Stellung des Hühnchens
im Entwicklungsplan
von
A. A. Rauber,
a. o. Professor in Leipzig.

Mit 2 Tafeln. 4. 1876. 6 *M*.

Primitiv-Streifen und Neurula der Wirbelthiere
in normaler und pathologischer Beziehung
von
A. A. Rauber,
a. o. Professor in Leipzig.

Mit 32 Holzschnitten. gr. 8. 1878. 2 *M* 40 *Pf*.

Ueber den Ursprung der Milch
und
die Ernährung der Frucht
im Allgemeinen.
Von
A. A. Rauber,
a. o. Professor in Leipzig.

Mit 2 lithographirten Tafeln. gr. 8. 1879. 2 *M* 40 *Pf*.

Die amerikanische Nordpolexpedition
von
Emil Bessels.

Mit zahlreichen Illustrationen in Holzschnitt, Diagrammen und einer Karte in Farbendruck. gr. 8. 1879. br. 16 *M*. — eleg. geb. 18 *M*.

Druck von Breitkopf und Härtel in Leipzig.

Digitized by Google

Digitized by Google

Digitized by Google

3 2044 106 265 176

Date Due

[redacted]
NOV 1984

Digitized by Google

Digitized by Google